

FLORA

ODER ALLGEMEINE
BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON

DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 34. BAND

DER GANZEN REIHE 134. BAND

ZWEITES HEFT

MIT 23 ABBILDUNGEN IM TEXT

Nachlass von Prof. N. Malin



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1940

Flora. N. F. Band 34

Heft 2

S. 105—214, Jena, 15. 2. 1940

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
ÖZTIG, ÖMER FEYZI, Beiträge zur Kenntnis des Baues der Blatt-epidermis bei den Mesembrianthemem, im besonderen den extrem xeromorphen Arten. Mit 13 Abbildungen im Text	105—144
RENNER, O., Kurze Mitteilungen über Oenothera. IV. Über die Beziehungen zwischen Heterogamie und Embryosackentwicklung und über diplarrhene Verbindungen. Mit 5 Abbildungen im Text	145—158
DRAWERT, HORST, Zur Frage der Stoffaufnahme durch die lebende pflanzliche Zelle. II. Die Aufnahme basischer Farbstoffe und das Permeabilitätsproblem. Mit 5 Abbildungen im Text	159—214

Die „Flora“ erscheint zwanglos in einzeln berechneten Hefen. Je 4 Hefte bilden einen Band. Im Jahre 1940 wird ein Band ausgegeben, dessen Gesamtpreis RM 40.— nicht überschreiten wird.

Manuskripte in deutscher Sprache, völlig druckfertig in Maschinenschrift, sind zu richten an Prof. Dr. O. Renner, Jena, Botanisches Institut.

Äußerste Kürze wird allen Mitarbeitern zur Pflicht gemacht. Tabellen und Abbildungen sind auf das unumgänglich Nötige zu beschränken.

Verfassernamen sind dort, wo sie im Druck hervorgehoben werden sollen — nicht grundsätzlich, z. B. nicht bei öfterer Wiederholung — gerade zu unterstreichen, lateinische Namen sind gewellt zu unterstreichen. Die Texte zu den Abbildungen sind auf besonderem Blatt gesammelt beizugeben.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Neue Veröffentlichung

Botanische Wanderungen im Riesengebirge

Von

Dr. Kurt Hueck

Wissenschaftl. Mitarbeiter der Reichsstelle für Naturschutz

Mit 51 Abbildungen im Text und 1 zwölfarbigem Karte (1:25 000)

(„Pflanzensoziologie“. Eine Reihe vegetationskundlicher Gebietsmonographien. Herausgegeben von der Reichsstelle für Naturschutz. Band 3.)

VIII, 116 S. gr. 8° 1939 RM 14.—, geb. 15.50

Inhalt: 1. Topographische, geologische und klimatische Verhältnisse. 2. Im unteren Bergwald. 3. Der Kiefernwald. 4. Der Fichtenwald. 5. Im Knieholz. 6. Ein Weg über die Borstgrasmatten des Koppenplanes. 7. In den Zwergstrauchheiden des Riesengebirgskammes. 8. Auf den Hochmooren. 9. In den Schneegruben. 10. Das Ausklingen der Vegetation an der Schneekuppe. — Schriftenverzeichnis.

Nur wenige deutsche Landschaften haben eine so gründliche botanische Bearbeitung erfahren wie die Provinz Schlesien. Gegenüber dieser eingehenden und weit zurückreichenden floristischen Durchforschung der Provinz ist jedoch die mehr vegetationskundliche Betrachtungsweise stark zurückgeblieben. Die Zahl der pflanzensoziologischen Arbeiten aus Schlesien, besonders auch aus dem Bergland, ist sehr gering. Es war daher eine lohnende Aufgabe für den Verfasser, wenigstens die Grundzüge der vegetationskundlichen Gliederung des Riesengebirges in dieser Schrift einmal klarzulegen. Insbesondere schien es ihm als ein erstrebenswertes Ziel, die Vegetationsverhältnisse auch kartographisch darzulegen und dadurch einen Beitrag zur pflanzensoziologischen Kartierung im höheren Bergland zu liefern.

Beiträge zur Kenntnis des Baues der Blattepidermis bei den Mesembrianthemem, im besonderen den extrem xeromorphen Arten.¹⁾

Von Ömer Fevzi Öztüğ.

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Bonn.)

Mit 13 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Über den Bau der Blattepidermis bei der überaus vielförmigen Gattung *Mesembrianthemum* (im weiteren Sinne) sind wir, abgesehen von meist vereinzelt und in der Literatur zerstreuten Angaben für nur recht wenige Arten, merkwürdigerweise noch sehr unvollständig unterrichtet. Dies gilt im besonderen für die Blätter ihrer morphologisch und ökologisch so seltsamen extrem xeromorphen Formen. Diese sind in den älteren anatomischen Arbeiten, worin auch die Epidermis besprochen wird (Graf zu Solms-Laubach 1871; Hagen 1873; Dannemann 1883; Heinricher 1886), überhaupt noch nicht berücksichtigt und in den neueren, die sich mit ihrer Ökologie beschäftigen, wie es z. B. bei den schönen Arbeiten Marloths (z. B. 1913, 1929) der Fall ist, in anatomischer Hinsicht höchstens ganz vereinzelt (z. B. *Lithops pseudo-truncatella* von Schmid, 1925, und Summers, 1911; *L. Lesliei* von Marloth, 1929; *L. truncatella* von Oberstein, 1910) und noch dazu immer nur ziemlich oberflächlich und teilweise nicht ohne Irrtümer behandelt worden. Dieses Urteil gilt auch für die erst vor ganz wenigen Jahren, nachdem ich meine Untersuchungen bereits begonnen hatte, erschienene Arbeit von Reule (1937), worin zum ersten Male der Bau der Blattepidermen sehr vieler extrem xeromorpher Mesembrianthemem aus den südafrikanischen Trockengebieten, und zwar vor allem ihre Zellformen und Spaltöffnungsapparate, ferner die Beziehungen zwischen dem Epidermisbau und der systematischen Stellung der Arten

1) Dissertation der math.-naturwiss. Fakultät der Universität Bonn.

sowie deren Standortsverhältnissen besprochen worden sind. Aufgabe meiner Arbeit sollte es sein, einen Teil der aus den dargelegten Gründen noch vorhandenen großen Lücken in unserer Kenntnis des Hauptgewebesystems der Blätter, vor allem bei den extrem xeromorphen Arten, durch eindringende Untersuchungen möglichst vieler mir zugänglicher Formen auszufüllen. Solche Lücken klapften besonders fühlbar bezüglich des Baues der kutinisierten Membranschichten, der Inkrustation der Zellwände mit Kalziumoxalatkristallen und bezüglich der in und unter der Epidermis vorkommenden Farbstoffe, wodurch die eigenartige Farbe der Blätter oft bedingt wird.

Leider mußten sich meine Beobachtungen auf Gewächshaus-exemplare beschränken. Natürlich wäre es sehr verlockend gewesen, die aufgefundenen Baueigentümlichkeiten auch ökologisch auszuwerten. Hierauf mußte ich aber leider infolge meiner Unkenntnis der genauen Lebensbedingungen und des Vorkommens der einzelnen Arten ganz verzichten. Selbstverständlich ist überhaupt die Frage berechtigt, ob meine Beobachtungen auf Exemplare übertragen werden dürfen, die in ihrer Heimat wild vorkommen. Ich glaube sie aber im großen und ganzen bejahen zu dürfen, da der Bau der Blattepidermis bei dieser Gattung durch wechselnde Außenfaktoren nur wenig modifiziert zu werden scheint, außerdem die normalen Standortsverhältnisse im Bonner Botanischen Garten, wenigstens während der Sommerzeiten, soweit wie möglich nachgeahmt werden.

Die Bezeichnung „*Mesembrianthemum*“ wende ich allgemein für die große Sammelgattung an, die neuerdings bekanntlich in sehr viele mehr oder minder umfangreiche Einzelgattungen zerlegt worden ist. Wo ich Arten erwähne, führe ich sie dagegen ausschließlich unter diesen neuen Gattungsnamen an.

Zur Bestimmung der Spezies habe ich die Bücher von Jacobsen (1933), Brown, Tischer u. Karsten (1931) und Berger (1908) herangezogen.

Da im folgenden viele solche xeromorphe Spezies behandelt werden, die, wie die bekannten *Lithops*-Arten, durch Verwachsung eines sukkulenten Blattpaares „Korpuskeln“ bilden, möchte ich sogleich hier auf die Bezeichnungen eingehen, die ich für die verschiedenen Flächen dieser kegelförmigen Gebilde gebrauche. W. Schmid (1925, S. 9) hat dafür die Ausdrücke „Mantel-“ und „Kreiselfläche“ benutzt. Unter Kreiselfläche wird von ihm die apikale Endfläche des Korpuskels verstanden, unter Mantelfläche die Außenseite der beiden mehr

oder weniger verwachsenen Blätter. Da der Ausdruck „Kreisel-
fläche“ jedoch mißverständlich ist, bevorzuge ich dafür die geläufigere
Bezeichnung „Endfläche“
(vgl. Abb. 1, *e*). Ich nenne
ferner (Abb. 1) *m* die Mantel-
fläche oder Außenseite,
bb die Blattbasis, *i* die
Innenseite oder Spaltfläche,
ur den Umschlagsrand, *sr*
den Spaltrand; die schraff-
tierten Stellen in Abb. 1 C
sollen das Assimilations-
gewebe andeuten.

Um den Überblick über
diejenigen von mir untersuchten
insgesamt 70 Formen zu erleich-
tern, die im folgenden erwähnt
sind, schicke ich ein alphabetisches Verzeichnis derselben¹⁾ mit Angabe der Seiten-
zahlen meiner Arbeit voraus, auf denen ich Baueigentümlichkeiten ihrer Blatt-
epidermis behandelt habe.

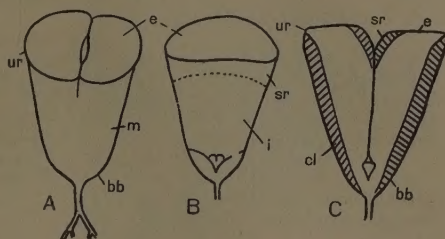


Abb. 1. Schematisches Bild eines Korpuskels. A Korpuskel mit beiden Blathälften, B eine Blathälfte des Korpuskels, C Korpuskel im Längsschnitt senkrecht zum Spalt, *e* Endfläche, *m* Mantelfläche, *bb* Blattbasis, *i* Innenseite oder Spaltfläche, *ur* Umschlagsrand, *sr* Spaltrand, *cl* Assimilationsgewebe (schraffiert).

- | | |
|--|--|
| Acrodon bellidiflorus 116, 129. | Eberlanzian hospitalis 116, 119, 129. |
| Aloinopsis Lodewyckii 137, 141. | Faucaria acutipetala 114, 116, 118, 119, 132, 135. |
| " Schooneesii 115, 121, 141. | " albidens 114, 115, 118, 119. |
| Aptenia cordifolia 116, 119, 128, 134. | " lupina 116, 118, 119. |
| Argyroderma Jacobsenianum 115, 121, 129, 131, 133. | " tuberculosa 116. |
| Astridia velutina 116, 119, 134. | Fenestraria aurantiaca 129, 131, 135. |
| Calamophyllum cylindricum 116, 119, 129, 136. | " rhopalophylla 116, 129, 131. |
| Carruanthus caninus 117, 119, 129. | Frithia pulchra 116, 119. 135, 136. |
| Cheiridopsis peculiaris 119. | Gibbaea album 116, 121. |
| Conophytum calculus 114, 123, 127, 130. | " geminum 133. |
| " frutescens 115, 122, 130. | Hereroa dolabriformis 116, 119, 122, 128. |
| " minutum 115, 120, 130. | " Stanleyi 116, 132, 135. |
| " Nevillei 109, 115, 124, 127, 130, 133, 137, 140. | Hymenocyclus Herrei 116, 119, 128. |
| " obcordellum 115, 120, 130, 137, 140. | Juttadinteria albata 123, 125. |
| " scitulum, 109 114, 115, 130, 133, 140. | " deserticola 114, 123. |
| " Wettsteinii 115, 118, 124, 130, 141. | " suavisima 114, 123. |
| Corpuscularia Taylori 115, 119, 132, 133. | Lapidaria Margaretae 113, 122, 127, 128, 131. |
| Delosperma Brunthaleri 116, 119, 128, 136. | Lithops bella 112, 113, 123, 124, 130, 137, 140. |
| " echinatum 116, 119, 128. | " lateritia 110, 111, 113, 123, 124, 127, 128, 130, 131. |
| " subincanum 116, 119, 128. | " Lesliei 108, 109, 111, 112, 113, 123, 124, 130, 138. |
| Dinteranthus microsperrus 113, 124, 128. | " opalina 113, 122, 123, 124, 128, 130, 140. |
| " puberulus 114, 124. | " optica 109, 112, 113, 122, 123, 124, 130, 136, 137, 140. |
| Disphyma crassulina 116, 119, 128, 132. | |

1) In der Nomenklatur habe ich mich nach Jacobsen (1933) und nach dem Index Kewensis, bei Unstimmigkeiten zwischen beiden möglichst nach letzterem gerichtet.

- Lithops pseudotruncatella* 109, 113, 123, 124, 128, 130, 136, 139.
 " *terrícola* 111, 112, 113, 123, 124, 140.
 " *turbiniformis* 111, 112, 124, 130, 139.
Meyerophytum Meyeri 116, 119, 123, 128.
Mitrophytum mitratum 116, 118, 128, 134.
Monilaria salmonea 116, 119, 126, 128, 134.
Muiria Hortenseae 116, 128, 134.
Nananthus aloides 111, 115.
 " *rubrolineatus* 115, 119, 128.
 " *vittatus* 116, 128.
Odontophorus albus 116, 132, 134.
Oscularia caulescens 116, 119, 125, 128.
Oscularia deltoides 119, 125, 128.
Pleiospilos Bolusii 119, 125, 128, 135.
 " *Hilmari* 116, 121.
Psammophora longifolia 121, 123, 124, 128, 132.
Rimaria Heathii 113, 120, 123, 130.
Rhombophyllum rhomboideum 116, 119, 136.
Ruschia perfoliata 115, 119.
 " *Putterilii* 116, 118, 119, 129.
Semnanthe lacera 119, 129.
Stomatium Fulleri 116, 119, 131.
Titanopsis Fulleri 115, 121, 131, 132, 141.
Trichodiadema barbatum 116, 119, 128, 132.
 " *stelligerum* 116, 119, 128, 132.

Abschnitt I.

Polymorphismus der Epidermiszellen.

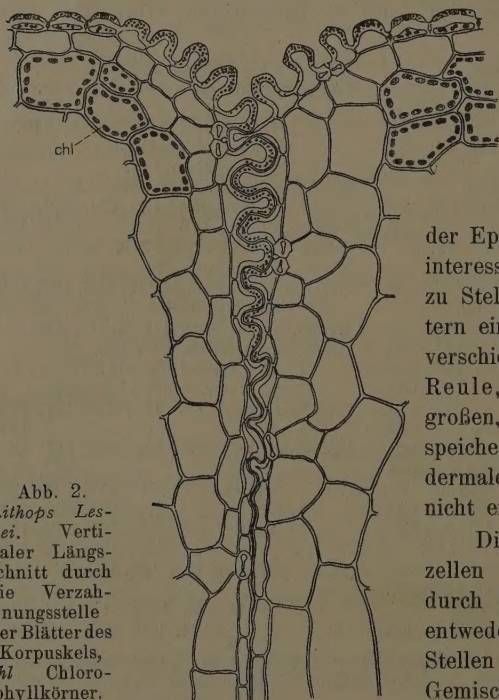
Wenn auch schon Reule (1937) ziemlich eingehend unter Berücksichtigung vieler Arten über die in Gestalt und Größe äußerst mannig-

faltigen Formverschiedenheiten der Epidermiszellen berichtet hat, sind nach meinen Beobachtungen doch auch hierfür noch einige Ergänzungen angebracht. Die Form

der Epidermiszellen ist in oft interessanter Weise von Stelle zu Stelle selbst an den Blättern einer und derselben Art verschieden; und hierauf ist Reule, abgesehen von den großen, offenbar zur Wasserspeicherung dienenden epidermalen Blaszellen, gar nicht eingegangen.

Die Gestalt der Oberhautzellen wechselt, wenn auch durch Übergänge verbunden, entweder an den verschiedenen Stellen der Blätter, oder ein Gemisch verschiedener Formen

Abb. 2.
Lithops Lesliei. Vertikaler Längsschnitt durch die Verzahnungsstelle der Blätter des Korpuskels, chl Chlorophyllkörner.



ohne Übergänge an einer und derselben Stelle des Blattes kommt vor. Den ersten Fall beobachten wir bei *Lithops*, *Conophytum* und vielen anderen extrem xeromorphen Gattungen. Zum Beispiel sind bei *Lithops pseudotruncatella* die Oberhautzellen an den Endflächen der Korpuskeln ziemlich flach mit mäßig verdickten Außenmembranen, an den oberen Teilen der Mantelfläche kegel- oder papillenförmig mit dünneren Außenwänden und mit größerem Lumen, gegen die Blattbasis hin jedoch wiederganz abgeflacht. Ganz anders gebaut ist dagegen die Epidermis der Spaltfläche. Die Zellen sind hier durch zarte, wellige Seitenwände ausgezeichnet; Spaltöffnungen fehlen ganz. Die Epidermiszellen der Endfläche gehen zu dieser Gestalt an der Spaltfläche ziemlich unvermittelt über.

Bei *Lithops Lesliei* sind in der oberen Hälfte des Spaltes sehr seltsame, von den sonstigen Oberhaut-

zellen ganz verschieden gestaltete, druckknopfartige Epidermiszellen vorhanden, die durch gegenseitige Verzahnung die beiden Blätter des Korpuskels hier fest zusammenhalten (Abb. 2).

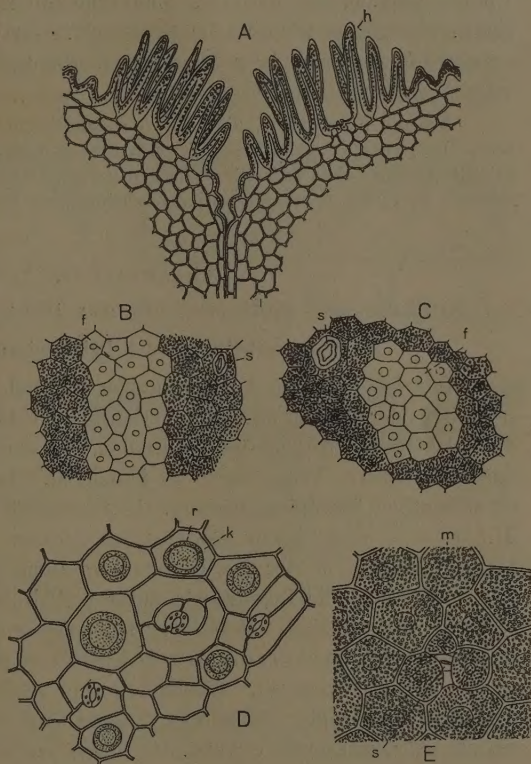


Abb. 3. A *Conophytum Nevillei*, Querschnitt durch die Spaltfläche des Blattpaares, h Haare. B *Conophytum scitulum*, Aufsicht auf die marmorierte Endfläche, f kristallfreie Stelle, s Spaltöffnung. C *Conophytum Nevillei*, Aufsicht auf die punktierte Endfläche des Blattes, f kristallfreie Stelle, s Spaltöffnung. D *Corpuscularia Taylori*, Flächenbild der Epidermis, k die halbkugelförmige Vorwölbung der Epidermisaußenwand, die in der Aufsicht mit dunklerem Rand (r) erscheint. E *Lithops optica*, Flächenbild von der Endfläche des Blattes mit einer eingesenkten Spaltöffnung (s), m die hellere mittlere Partie der mit Kalziumoxalatkrystallen inkrustierten Epidermisaußenwand (Erklärung im Text S. 129 ff).

Bei einigen *Conophytum*-Arten fand ich (wie schon Reule 1937, S. 406) dagegen am oberen Rande des Spaltes zu Haaren ausgezogene Epidermiszellen, die nach der Endfläche hin rasch in papillenförmige Zellen übergehen, während im Spalt selbst zartwandige, im Gegensatz zu den *Lithops*-Arten langgestreckte Oberhautzellen mit ebenen Seitenwänden auftreten (vgl. Fig. 3A).

Auf die Unterschiede, die dadurch zustandekommen, daß Gruppen von Epidermiszellen, deren Außenwände frei von Kristallen sind, zwischen die zahlreicheren, kristallführenden Epidermiszellen eingeschaltet sind (vgl. z. B. Abb. 3 B, C, Dk), wodurch die Epidermis wie marmoriert erscheint, werde ich in Abschnitt III eingehen.

Abschnitt II.

Kutikula und Kutinisierung der Epidermiszellwände.

A. Dickenverhältnisse der Epidermisaußenwände.

Ehe ich über die Ausbildung der Kutikula und der kutinisierten Schichten der Epidermiszellen berichte, möchte ich Messungen über die Dicken der Außenwände mitteilen, da darüber in der Literatur, auch bei Reule, kaum etwas zu finden ist. Der Bau der Epidermis ist wesentlich ökologisch bedingt. Infolgedessen zeigen die Blätter der *M.*-Arten je nach deren typischen Standorten eine außerordentliche Mannigfaltigkeit in der Verdickung vor allem der Epidermisaußenwände, während die Innenwände meist verhältnismäßig dünn oder nur schwach verdickt sind. Bei den extrem xeromorphen Arten sind die Epidermisaußenwände trotz der hohen Sukkulenz ihrer Blätter geradezu enorm verdickt. Ökologisch sind solche dicken Außenwände natürlich von größter Bedeutung. Zusammen mit der Kutikula sind sie ein sehr wirksames Schutzmittel gegen zu starke Transpiration in den trockenheißen Gebieten. Außerdem schützen sie auch gegen zu starke Bestrahlung, indem sie das Licht abgeschwächt in das Blatt eindringen lassen. Mit diesen ökologisch-anatomischen Fragen haben sich vor allem Marloth (1909) und Summers (1911) näher beschäftigt.

Auch die Seitenwände können die Aufmerksamkeit dadurch auf sich ziehen, daß sie im Querschnitt stark keilförmig verdickt sind; hierdurch unterstützen sie funktionell in ihren äußeren dickeren Teilen die verdickte Außenmembran. Dies ist bei allen *Lithops*-Arten an den Endflächen der Korpuskeln ganz ausgesprochen der Fall. Hier verdicken die papillösen Zellen ihre Außenwände sehr kräftig, und die Verdickung greift, sogar in zunehmendem Maße, auf die Seitenwände so über, daß diese sich gegen die Innenwände keilförmig verjüngen, Beispiel: *L. lateritia*.

(Abb. 4 A). Infolgedessen erhält das Lumen der Zelle durch eine Ausbuchtung nach oben in Seitenansicht eine kegel- bis trichterförmige Gestalt (vgl. Abb. 4 A, B, Abb. 5 B). Bei den einzelnen Arten ist das Zellumen aber, bedingt durch die Sonderheiten der Membranverdickung, verschieden gestaltet. Bei *Lithops Lesliei* liegt die ziemlich gleichmäßige dicke Außenwand nahe über der Innenwand, und dünnere, niedrige

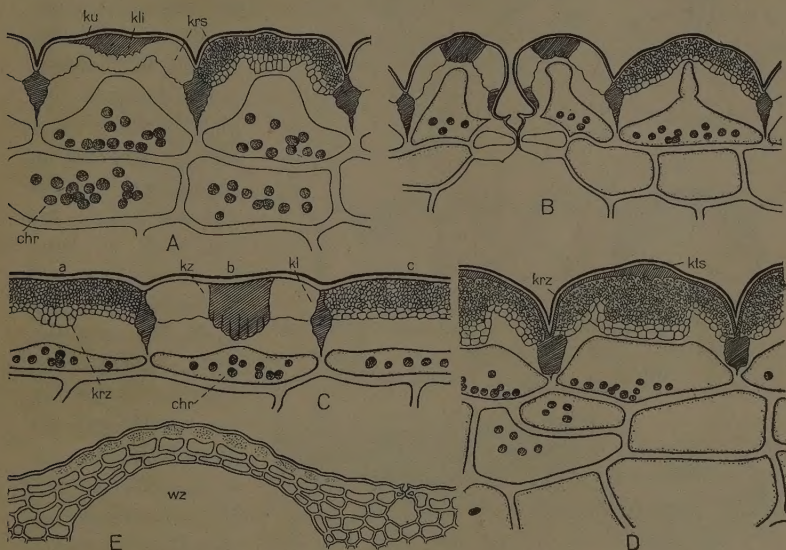


Abb. 4. A *Lithops lateritia*, Querschnitt durch die Epidermis der Endfläche, *ku* Kutikula, *kli* kutinisierte Linse, *krs* Kristallschicht, *chr* Chromoplasten. B *Lithops terricolor*, Querschnitt durch die Epidermis, eine Zelle (rechts) zeigt die Kristalleinlagerung in die Außenwand, die anderen Zellen die Kutinisierung. C *Lithops Lesliei*, Querschnitt durch die Epidermis der Blattendfläche, *a* Medianschnitt mit der Kristalleinlagerung in der Epidermisaußenmembran, *b* Medianschnitt mit dem kutinisierten Zapfen, *c* nicht durch die Mitte getroffene Zelle, *kl* kutinisierte Leiste, *kz* kutinisierte Zapfen, *krz* Kristallzapfen, *chr* Chromoplasten. D *Lithops turbiniformis*, Querschnitt durch die Epidermis der Blattendfläche, *kts* kutinisierte Schicht der Außenmembran, *krz* Kristallzapfen. E *Nananthus aloides*, Querschnitt durch eine Warze der Epidermis mit darunter liegender Wasserzelle (*wz*).

Seitenwände verbinden beide (Abb. 4 C, Abb. 5 C); dadurch wird das Zellumen schmal linsenförmig. Mit der oben beschriebenen, bei *Lithops* vorherrschenden Form des Lumens stimmt auch nicht das Lumen von *L. turbiniformis* überein; denn hier ist der zentrale Teil der Außenwand stärker als ihr Rand verdickt, während bei *Lithops* sonst meist das Gegenteil der Fall ist (Abb. 4 D, Abb. 5 A; verglichen mit Abb. 4 A und

Abb. 5 B). Die kuppenförmige, sonst ziemlich gleichmäßig verdickte Außenmembran sitzt an ihrem unteren weniger verdickten Rande bei

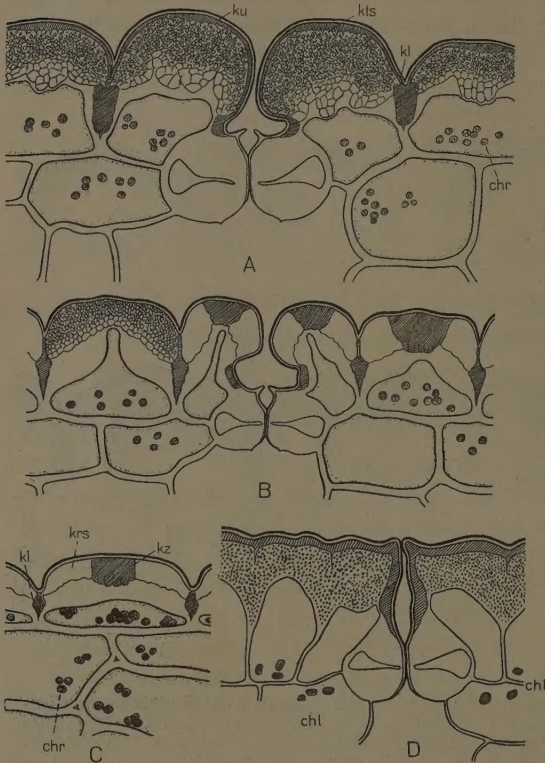


Abb. 5. A *Lithops turbiniiformis*, Querschnitt durch die Epidermis der Endfläche des Blattes, *ku* Kutikula, *kl* kutinisierte Leiste, *kls* kutinisierte Schicht, *chr* Chromoplasten. B *Lithops bella*, Querschnitt durch die Epidermis der Endfläche, eine Zelle (links) mit Kristalleinlagerung in ihrer Außenwand, die anderen zeigen deren Kutinisierung. C *Lithops Lesliei*, Querschnitt durch die Epidermis, *kl* kutinisierte Leiste, *kz* kutinisierten Zapfen, *krs* Kristallschicht. *chr* Chromoplasten. D *Argyroderma Jacobsenianum*, Querschnitt durch die Epidermis der Spitzenregion des jungen Blattes, *chl* Chlorophyllkörner.

dieser Art auf kurzen Seitenwänden auf; infolgedessen nimmt das Lumen der Zelle an Höhe stark zu. In den Furchen der runzeligen Endfläche ragt dagegen die gleichmäßig verdickte Außenwand kegelförmig vor. Bei anderen *Lithops*-Arten, z. B. *L. bella*, *L. terricolor* und *L. optica*, herrschen Epidermiszellen wie bei *L. lateritia* vor. Bei *L. bella* (Abb. 5 B) ist die Mitte der Außenwand weniger verdickt als ihr Rand, wodurch dieser mächtig ins Zellumen vorgewölbt ist. Hier ist die Grenze zwischen Außen- und Seitenwänden ganz und gar verwischt, indem eine keilförmige, sich nach unten verjüngende Zellulosemasse die Verbindung mit den Innenwänden vermittelt. Die Zelu-

mina erhalten dadurch nicht selten Flaschenform, während sie an den Mantelflächen hutförmig sind. Noch seltsamer ist die Verdickung bei *L. terricolor*. In die kräftig verdickte Außenwand buchtet sich das

Lumen in der Weise aus, daß ein trichterartiges Bild mit verengtem Halsteil entsteht (Abb. 4 B). Die innere Begrenzungsfläche der Außenwand, von den Rändern zunächst sanft geneigt nach oben aufsteigend, bildet eine Membranleiste, sie strebt darauf empor und erreicht schließlich an der Kuppe des Lumens die dünnste Stelle der Membran.

Über die Dicken der Epidermisaußenwände bei den *Lithops*-Arten mögen folgende Messungen Aufschluß geben:

Name der Pflanzen.	Dicken der Außenwände in der Zellmitte	Desgl. außerhalb derselben
<i>Lithops Lesliei</i>	15—16 μ	16—17 μ
„ <i>bella</i>	12—13 „	19—20 „
„ <i>terricolor</i>	8—9 „	19—20 „
„ <i>optica</i>	8—10 „	15—16 „
„ <i>pseudotruncatella</i> .	12—14 „	18—20 „
„ <i>lateritia</i>	12—14 „	18—20 „
„ <i>opalina</i>	18—20 „	20—25 „

Hieraus geht hervor, daß die Dicke der Außenmembran in der Zellmitte und an der Zellenperipherie große Differenzen zeigen kann, so z. B. bei *L. terricolor*. Bei *L. Lesliei* dagegen ist dieser Unterschied gering. Die niedrigsten Werte für die Wandverdickung findet man bei *L. optica* und *L. Lesliei*, die höchsten bei *L. opalina*.

Die Dicke der Epidermisaußenwände nimmt aber von der Endfläche sowohl nach dem Spalt, als auch nach der Mantelfläche des Korpuskels hin, jedoch nicht im selben Maße und in gleicher Weise, außerordentlich ab. Nach den Mantelflächen hin ist die Abnahme nur allmählich, wodurch sich auch die Zellform entsprechend ändert. Die Außenwände sind am dünnsten an der Blattbasis, wo die Zellen meist abgeflacht, in Flächenansicht vergrößert und ein wenig langgestreckt erscheinen. Die Dicke der Außenwand kann hier auf 3—4 μ herabsinken. Dagegen erfolgt der Übergang nach der Blattinnenseite viel rascher, so daß die ganze innere Spaltfläche gleichmäßige, ringsum zartwandige Epidermiszellen besitzt. Die Außenmembranen sind auf den Blattinnenseiten nur noch 1—2 μ dick.

Es folgen einige Messungen an Formen, deren Epidermisbau mit dem *Lithops*-Typus übereinstimmt.

Die Dicke der Außenwand (an der Blattendfläche gemessen) beträgt bei *Lapidaria Margaretae* 18—20 μ , bei *Rimaria Heathii* 8—10 μ , bei *Dinteranthus microspermus* 19—20 μ .

Bei der ersten Art ist die Außenwand kuppenförmig verdickt, ohne daß sie in der Mitte eine Einbuchtung aufweist (Abb. 10 D, Abb. 11 A).

Die Außen-, ebenso wie die Seiten- und Innenwände wölben sich lokal ins Zellumen vor, und zwar stets dort, wo Kristalldrüsen in die Membran



Abb. 6. A *Juttadinteria deserticola*, Querschnitt durch die Epidermis der Blattoberseite, *w* nachträglich gebildete antikline Zellwände. B *Juttadinteria suavissima*, Querschnitt durch die Epidermis der Blattoberseite, *w* die zarte antikline Zellwand der Epidermis, die bei dieser Art stets in Einzahl innerhalb einer größeren Epidermiszelle mit keilförmig stark verdickten und in der Mitte kutinisierten Seitenwänden vorhanden ist. C *Juttadinteria deserticola*, Epidermis in Aufsicht, *s* Spaltöffnung, *w* zarte antikline Zellwand der Epidermis. D *Faucaria abidensis*, Querschnitt durch die Epidermis der Blattrante. E *Faucaria acutipetala*, Querschnitt durch die Epidermis der kristallfreien Stelle, *kug* gefaltete Kutikula. F *Conophytum scitulum*, Querschnitt durch die Epidermis der Blattendfläche.

Aussehen den anderen Conophyten ähnlich, anatomisch entspricht sie (Abb. 11 C) aber zweifellos mehr den *Lithops*-Arten. Epidermiszellen mit

eingeschlossen sind. Auch die Epidermiszellen von *Dinteranthus puberulus* und der *Juttadinteria*-Arten (Abb. 6 A, B) haben kräftig verdickte Außenmembranen. Bei den letzteren erreichen sie eine Dicke von 20–21 μ . Noch stärkere Verdickung (22–24 μ) zeigen die Außenwände der kegelförmigen Epidermiszellen von *Dinteranthus puberulus*. Überraschenderweise habe ich bei einer *Conophytum*-Art, nämlich *C. calculus*, völlige Übereinstimmung sowohl in der Zellform und in der Membranverdickung, als auch in der Ausbildung der kutinisierten Leisten und in der Anordnung der Kristalle mit den *Lithops*-Arten festgestellt. Diese Pflanze ist zwar im äußeren

kräftigen Außenmembranen sind auch bei den anderen Conophyten verbreitet. Am dicksten sind die Außenwände wie bei *Lithops* am Blatende und an dem oberen Teil der Außenfläche. Im allgemeinen steht ihre Dicke nur unwesentlich hinter der beim *Lithops*-Typus zurück. Einen Vergleich ermöglichen die folgenden Zahlen, die an den Endflächen von einigen Conophyten gemessen worden sind.

Die Dicke der Außenmembranen beträgt bei *Conophytum frutescens* 16–18 μ , *C. minutum* 15–19 μ , *C. Wettsteinii* 12–15 μ , *C. scitulum* 10–12 μ , *C. Nevillei* 8–10 μ , *C. obcordellum* 8–10 μ .

Wie man sieht, sind die ersten drei Arten in ihrer Membranverdickung den *Lithops*-Arten gleichzustellen, während die anderen ausgesprochen hinter diesen zurückbleiben. Die verdickte Außenwand ist bei den Conophyten öfters in ihrer Mitte hügelartig vorgewölbt, wodurch das Lumen Linsen- oder Kegelform erhält. Bei *Conophytum Wettsteinii* sind auch noch die Innen- und Seitenwände der Epidermiszellen ansehnlich verdickt (6–8 μ), so daß eine allmähliche Dickenabnahme der Zellmembranen nach der subepidermalen Schicht hin zustande kommt (Abb. 7 A). Bei allen übrigen *Conophytum*-Arten, die von mir untersucht wurden, erreicht die Dicke der Innenwände kaum 4 μ . Auch bei den Conophyten nimmt die Dicke der Außenwände nach der Basis der Blätter hin und an der Spaltfläche der Korpuskeln stark ab.

Ich bringe weiter Dickenmessungen der Epidermisaußenwände von Arten, die in ihren Epidermisformen an die der Conophyten erinnern.

Titanopsis Fulleri	18–20 μ	(an den vorspringenden Warzen)
	6–8 "	(zwischen den " " ")
Aloinopsis Schooneesii . . .	12–14 "	an der Blattoberseite
Nananthus rubrolineatus . .	11–12 "	" " "
Ruschia perfoliata	8–10 "	" " "
Corpuscularia Taylora . . .	11–12 "	an den Kegelzellen
	5–6 "	" " flachen Zellen

Kräftige Membranverdickung weisen außerdem noch die mit flachen Außenwänden versehenen Epidermiszellen von *Argyroderma Jacobsonianum* (Abb. 5 D), sowie von *Nananthus aloides* und *Faucaria*-Arten (Abb. 6 D, E) auf. Bei der ersten Art nimmt die Außenwandverdickung von der Zellmitte (16–17 μ) zum Zellrand hin erst rasch, dann allmählich zu (24–25 μ), so daß ein hut- oder kegelförmiges Lumen zustande kommt. Anders verhält sich die Oberhaut von *Nananthus aloides*: Die Außenwand erfährt hier (Abb. 4 E) eine deutliche Dickenzunahme gegen die Zellmitte hin. Ihre Dicke schwankt zwischen 19 und 25 μ . Noch größere Mächtigkeit weisen die Epidermisaußenwände von *Faucaria albidens*

auf (30—32 μ). Bei anderen *Faucaria*-Arten und bei *Calamophyllum cylindricum* sind die Verhältnisse folgende:

<i>Faucaria acutipetala</i>	15—16 μ ,	20—25 μ an den „Punkten“ (vgl. S. 135) ¹⁾
<i>tuberculosa</i>	14—15	20—24 " " "
<i>lupina</i>	10—12	21—26 " " " Blattkanten
<i>Calamophyllum cylindricum</i> ..	14—15	

Weniger dicke Außenwände wurden bei folgenden Arten beobachtet:

<i>Fenestraria rhopalophylla</i> ...	11—12 μ	
<i>Rhombophyllum rhomboideum</i>	10—12	15—16 μ an den „Punkten“
<i>Stomatium Fulleri</i>	8—10	18—20 " " " vorspringenden Warzen
<i>Hereroa dolabriformis</i>	8—10	
<i>Stanleyi</i>	7—8	12—13 " " "
<i>Pleiospilos Hilmari</i>	8—9	<i>Eberlanzia hospitalis</i> 6—7 μ
<i>Nananthus vittatus</i>	7—8	<i>Hymenocyclus Herrei</i> 4—5 "
<i>Ruschia Putterilii</i>	7—8	<i>Oscularia caulescens</i> 4—5 "

Die Haar- und Blaszellen sind in der Regel durch unverdickte Membranen ausgezeichnet; bei einigen Arten besitzen aber im Gegenteil gerade die Blaszellen besonders kräftig verdickte Außenwände, im Extrem bei einer zu den „Fensterblattpflanzen“ gehörenden kleinen Form, der *Frithia pulchra*. Die sonst schwach verdickte Außenmembran (3—4 μ) erreicht hier an dem oberen Teile der „Blase“ eine Dicke von 18—20 μ . Im geringeren Maße ist dies auch bei den *Trichodiadema*-Arten der Fall; hier beträgt die Dicke der Blasenwand in deren oberem Teil 10—18 μ . Auf der ganzen Blattfläche fand ich sehr zartwandige Epidermiszellen mit kaum 1 μ Dicke bei *Meyerophytum Meyeri* und *Monilaria salmonea*.

Bei den strauhcigen *Mesembrianthemum*-Formen schwanken die Werte für die Verdickung der Epidermisaußenwände meist zwischen 3 und 8 μ . Als Durchschnittswert ergibt sich 4 μ , wie die folgenden Messungen zeigen (wenn nichts anderes angegeben, stammen die Schnitte von der Blattoberseite).

	an normalen Epidermiszellen	an Haaren oder Blaszellen
<i>Delosperma echinatum</i>	4—5 μ	20 μ
<i>Trichodiadema stelligerum</i>	4—5	15—20 "
<i>Odontophorus albus</i>	4—5	8 "
<i>Muiria Hortenseae</i>	4—5	4—5 "
<i>Astridia velutina</i>	4—5	4—5 "
<i>Gibbaeum album</i>	4	4 "
<i>Frithia pulchra</i>	3—4	18—20 "
<i>Delosperma subincanum</i>	3—4	6—7 "
<i>Mitrophyllum mitratum</i>	3—4	3—4 "
<i>Trichodiadema barbatum</i>	2,5—3	8—10 "
<i>Delosperma Brunthaleri</i>	2—3	5—6 "
<i>Disphyma crassulina</i>	2—3	4—5 "
<i>Aptenia cordifolia</i>	1,5—2	3—3,5 "
<i>Monilaria salmonea</i>	1	1 "
<i>Meyerophytum Meyeri</i>	1	1 "

1) die vor allem in durchfallendem Licht, und zwar hell, hervortreten (s. Abb. 7 D).

B. Die Kutikula und die kutinisierte Schicht der Epidermiswände.

Als Transpirationsschutz kommt bei vielen *Mesembrianthemum*-Arten außer der Kutikula auch noch Kutinisierung vor. Während die Kutikula ein reines Kutinhäutchen ist, besteht bekanntlich die Kutinisierung darin, daß Kutin in Zelluloselamellen eingelagert ist. Diese kutinisierten Membranlamellen werde ich zum Unterschied von der eigentlichen Kutikula als kutinisierte Schicht bezeichnen. In vielen Fällen ist es jedoch äußerst schwierig, diese von der Kutikula zu unterscheiden, da beide sich gegenüber Farbstoffen im wesentlichen gleich verhalten. Man ist infolgedessen oft auf das optische Verhalten und die Ermittlung ihrer Grenzen durch unterschiedliche Färbung angewiesen: Die kutinisierte Schicht färbt sich mit Sudanglyzerin weniger intensiv als die Kutikula. Die Feststellung der Grenze zwischen beiden Schichten bereitet häufig besonders dort Schwierigkeiten, wo die Kutikula nur als zarte Lamelle der kutinisierten Schicht aufliegt.

1. Die Kutikula.

Bei meinen Untersuchungen hat sich herausgestellt, daß die Kutikula bei den *Mesembrianthemum*-Arten meist nicht die Mächtigkeit aufweist, die bei extremen Xerophyten zu erwarten wäre. Dafür tritt als Schutz gegen zu starke Transpiration die kutinisierte Schicht ein. Mit diesen Fragen hat sich schon Graf zu Solms-Laubach (S. 509) zu beschäftigen begonnen; bei einigen Arten konnte er eine kutinisierte Schicht unter der Kutikula feststellen, während er bei anderen darüber nicht zur Klarheit gelangt ist. In der Literatur finden wir darüber sonst keine richtigen Angaben. Auch die Arbeit von Reule versagt in dieser Hinsicht. Ihm ist vor allem die sehr interessante Ausbildung entgangen, die die kutinisierten Schichten der Epidermisaußenwände bei vielen Mesembrianthemem zeigen. Offensichtlich hat er die Kutinisierung der Epidermiswände nur oberflächlich untersucht; dies zeigt sich schon darin, daß er den Fehler beging, die „gekörnelten“ Schichten der Außenwand sämtlich für kutinisiert zu halten (S. 403, 404). Anwendung von Sudanglyzerin scheint er ganz unterlassen zu haben. Bei *Carruanthus caninus*, dessen Epidermisaußenwände von ihm als vollständig kutinisiert bezeichnet werden, konnte ich außer der 2—3 μ dicken Kutikula überhaupt keine weitere Kutinisierung feststellen: Nach Auflösung der Kristalle ergab nämlich die Chlorzinkjod-, ebenso wie die Sudanreaktion, daß die 10—12 μ dicke Außenmembran, abgesehen von der Kutikula, nur aus Zellulose besteht. Das gleiche gilt für viele andere von ihm untersuchte Arten, in deren Epidermisaußenwänden die kutinisierten Schichten

in seinen Abbildungen meist punktiert (d. h. gekörnelt) angedeutet sind; gekörnelt aber erscheinen unter dem Mikroskop die fast stets kutinfreien, kristallführenden Zelluloselamellen der Epidermisaußenwände.

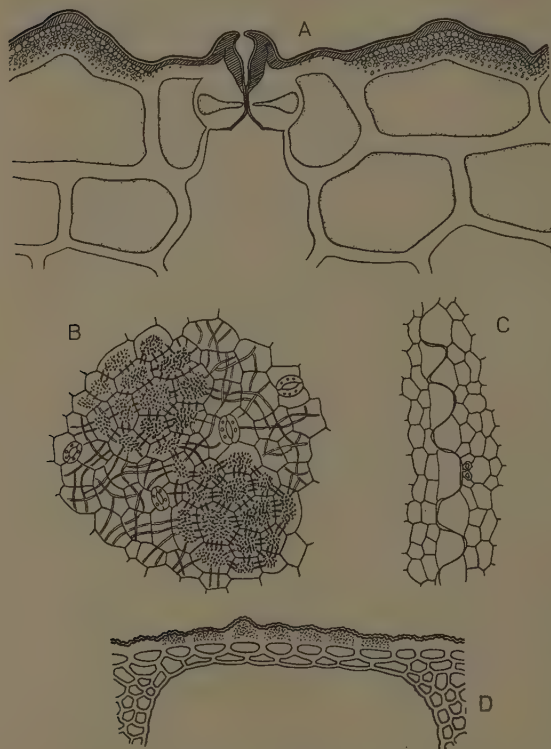


Abb. 7. A *Conophytum Wettsteinii*, Querschnitt durch die Epidermis der Blattendfläche. B *Faucaria acutipetala*, Flächenbild der Epidermis von der Spitzenregion des Blattes mit Kutikularfältelung und lokalisierter Kristalleinlagerung. C *Mitrophyllum mitratum*, Querschnitt durch die Verzahnungsstelle des Innenblatt-paares. D *Faucaria acutipetala*, Querschnitt durch einen der weißlichen Punkte des Blattes (vgl. hiermit Abb. B).

Kutikularfältelung scheint aber nicht bei allen *Faucaria*-Arten vorzukommen. Während *F. acutipetala* und *F. lupina* sie aufweisen, fehlt sie bei *F. albidens* fast ganz (vgl. Abb. 6D mit E). In ähnlicher, jedoch schwächerer Form kommt Kutikularfältelung auch bei *Ruschia Putterlikii* vor. Radiär gefältelte Kutikula habe ich an den Blaszellen des *Mitro-*

Die Kutikula ist bei fast allen *Mesembrianthemum*-Arten, abgesehen von wenigen Ausnahmen, ein glattes Häutchen. Sie wird überall auch von Reule so abgebildet. Eine, sogar besonders auffällige, Kutikularfältelung habe ich aber bei *Faucaria acutipetala* beobachtet (Abb. 6E, Abb. 7D). Im Querschnitt tritt sie (durch welligen bis zickzackförmigen Verlauf der Kutikula) deutlich hervor. Wie das Flächenbild zeigt (Abb. 7B), verlaufen die einzelnen Falten fadenförmig anastomosierend oder auch parallel zueinander. Das letztere ist der Fall an den kristallfreien Zellrändern, während im mittleren Teil der Zellen netzartige Ausbildung vorherrscht. Kutikular-

phyllum mitratum beobachtet. In der Aufsicht fallen die Fältelungslinien besonders an den Rändern der Blaszellen deutlich auf, dagegen verschwinden sie in deren Zellmitten fast ganz. Die Fältelungslinien können bisweilen auch kreisförmig sein. Letztere Art der Fältelung ist bei den Innenblättern von *Cheiridopsis peculiaris* vorhanden. Die Fältelungslinien verlaufen hier in Kreisen um die kegelförmigen Epidermiszellen herum, so daß diese Kegel geringelt erscheinen. Die Ringel sind meist am Grundteil der Kegelzellen gehäuft, während deren Spitzen davon freibleiben.

Bei den weniger xeromorphen Mesembrianthemem ist in der Regel eine dünnwandige Epidermis vorhanden, deren aus Zellulose bestehenden Außenwände nur von einer entsprechend zarten Kutikula überzogen sind; ihnen fehlt also eine kutinisierte Schicht. Die Dicke der Kutikula ist aber ziemlich variabel (vgl. Tabelle). Bei gewissen Arten ist sie, wie man aus der Tabelle sieht, stets unter 1 μ dick. Andererseits kann sie 4—5 μ , ja sogar noch mehr, erreichen.

Dicke der Kutikula (in μ)	Dicke der Kutikula (in μ)
0,5 <i>Monilaria salmonea</i>	2—2,5 <i>Corpuscularia Taylora</i>
Meyerophytum Meyeri	Hereroa dolabriformis
Disphyma crassulina	
Aptenia cordifolia	2—3 <i>Ruschia Putterilii</i>
Hymenocyclus Herrei	Eberlanzia hospitalis
	Calamophyllum cylindricum
0,5—1 <i>Oscularia deltoidea</i>	Faucaria lupina
Semnanthe lacera	„ acutipetala
Delosperma Brunnthaleri	2,5—3 <i>Acrodon bellidiflorus</i>
Trichodiadema stelligerum	Ruschia perfoliata
	Carruanthus caninus
1 <i>Oscularia caulescens</i>	
Delosperma subincanum	2—4 <i>Stomatium Fulleri</i>
Trichodiadema barbatum	3 <i>Pleiospilos Bolusii</i>
Delosperma echinatum	3—4 <i>Faucaria albidens</i>
1—1,5 <i>Astridia velutina</i>	4 <i>Rhombophyllum rhomboideum</i>
Frithia pulchra	4—5 <i>Frithia pulchra</i> (an den Blaszellen)
1,5—2 <i>Nananthus rubrolineatus</i>	

2. Die kutinisierte Schicht.

Wie schon erwähnt und seit langem bekannt, kommt dagegen bei vielen anderen *Mesembrianthemum*-Arten unter der Kutikula noch eine kutinisierte Schicht vor. Sie läßt sich durch Sudanglyzerin überall leicht und scharf sichtbar machen, unter Umständen, nachdem man die Inkrustationen der Membranen aus Kalziumoxalat durch Einwirkung von Salzsäure entfernt hat (vgl. Abb. 4 C a mit b). Ihr Auftreten ist wohl ökologisch bedingt;

durch sie wird die Schutzfunktion der Epidermis gegen zu starke Transpiration erhöht. Die Dicke und Ausbildung der kutinisierten Schicht steht dementsprechend zu der Xeromorphie der Arten in Beziehung.

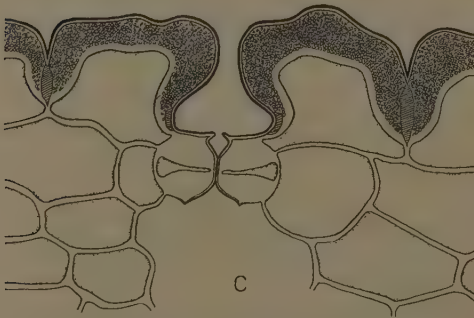
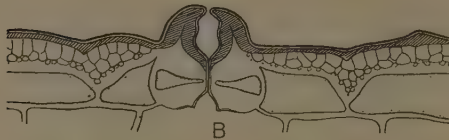
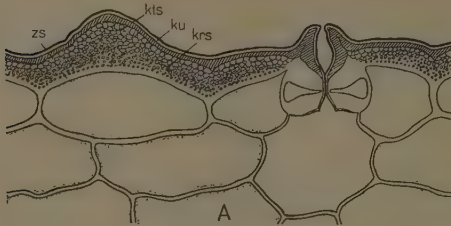


Abb. 8. A *Conophytum minutum*, Querschnitt durch die Epidermis der Endfläche des Korpuskels, *ku* Kutikula, *kts* kutinisierte Schicht, *krs* Kristallschicht, *zs* Zelluloseschicht (kristallfreie Lamelle). B *Conophytum obcordellum*, Querschnitt durch die Epidermis der Endfläche. C *Rimaria Heathii*, Querschnitt durch die Epidermis der Blattspitze.

Die kutinisierte Schicht tritt in verschiedenen Formen auf. Ich unterscheide: a) gleichmäßige Kutinisierung, b) kutinisierte Leisten, c) kutinisierte Linsen und zapfenartige Kutinisierung.

a) Gleichmäßige Kutinisierung.

Sie ist die einfachste Art der Kutinisierung. Die Lamellen der Außenmembran unter der Kutikula werden durch Kutineinlagerung als eine kontinuierliche, überall, abgesehen von den Grenzen der Epidermiszellen, etwa gleichdicke Schicht kutinisiert. Während die Kutikula fast stets nur ein ganz dünnes Häutchen von $0,5-1 \mu$ Dicke ist, kann die kutinisierte Schicht die beträchtliche Dicke von durchschnittlich $3-4 \mu$ aufweisen; in extremen Fällen steigt diese sogar auf 8 bis 10μ . Für die kutinisierte Schicht ist bezeichnend,

daß sie an den Zellgrenzen mehr oder minder deutliche Vorsprünge in Richtung der Epidermisseitenwände besitzt (Abb. 8 A, B). Diese können als Anfänge der kutinisierten Leisten angesehen werden, auf die ich unter b) zu sprechen komme. Bei den *Odontophorus*- und *Gibbaeum*-Arten (Abb. 12 A, B) ist die kutinisierte Schicht unter der $0,5-1 \mu$ dicken Kutikula $2-2,5 \mu$ dick. An den Zellgrenzen bemerkt man jedoch eine deutliche Verstärkung in

Form kleiner kutinisierten Vorsprünge. Diese sind bei *Gibbaeum album* 6—7 μ lang. Noch dicker, 4—5 μ dick, ist die kutinisierte Schicht bei *Fenestraria*, hier treten die Vorsprünge an den Zellgrenzen nur schwach auf. Ähnliches ist auch der Fall bei *Aloinopsis Schooneesii* (Abb. 9 A), *Titanopsis Fulleri* und *Pleiospilos Hilmari*. Bei ihnen, insbesondere bei den beiden letzten Arten, verdickt sich die kutinisierte Schicht auch in den vorgewölbten Zellmitten. *Argyroderma Jacobsenianum* zeigt eine Besonderheit darin, daß die kutinisierten Schichten, die in die Seitenwände der Epidermiszellen Leisten aussenden (Abb. 5 D), in den älteren

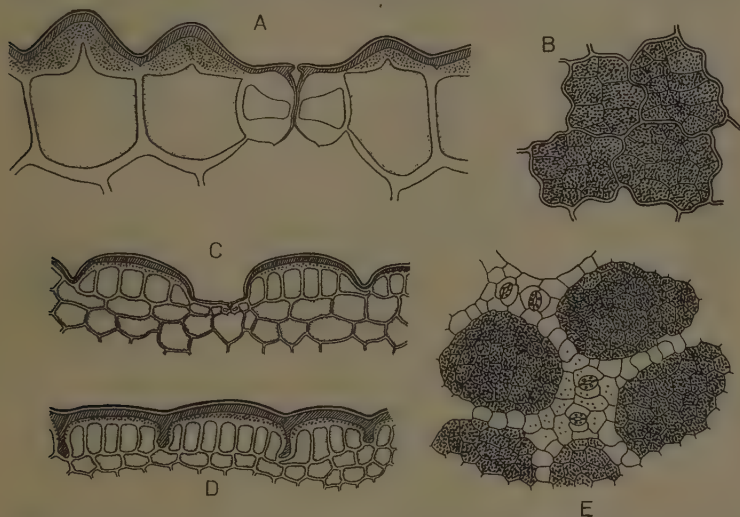


Abb. 9. A *Aloinopsis Schooneesii*, Querschnitt durch die Epidermis der Endfläche des Blattes. B *Psammophora longifolia*, Epidermis der Blattkante in Aufsicht. C *Psammophora longifolia*, Querschnitt durch die Epidermis des oberen Blatteiles. D *Psammophora longifolia*, Querschnitt durch die Epidermis der Blattkante. E *Psammophora longifolia*, Epidermis in Aufsicht.

Blättern mit Kristallen angefüllt sind, wodurch sie gekörnt erscheinen. Die kutinisierte Schicht ist am stärksten bei *Psammophora longifolia* ausgebildet (Abb. 9 C, D). Hier beträgt ihre Dicke an den kuppenförmigen Außenwänden der in Gruppen zusammenstehenden Epidermiszellen 8—10 μ . Eine deutliche Ausbildung von kutinisierten Leisten und Linsen kann schon bei *Conophytum* beobachtet werden.

Im übrigen ist die Dicke der kutinisierten Schicht je nach den Arten und bei einer und derselben Art je nach der Stelle am Blatt ziemlich variabel. Oft verläuft sie nicht in gleichmäßiger Dicke, sondern

grenzt an die darunterliegenden Zelluloselamellen mit zickzackförmigen Linien an; ihre Dicke schwankt dabei zwischen $1,5-4\ \mu$. In den Zellmitten weist sie dagegen eine Mächtigkeit von $5-6\ \mu$ auf, während ihre Vorsprünge an den Zellgrenzen eine Länge von $12\ \mu$ erreichen können.

b) Kutinisierte Leisten.

Die Kutinisierung dringt nicht selten mehr oder weniger tief in die Epidermisseitenwände auf Querschnitten durch die Epidermiszellen

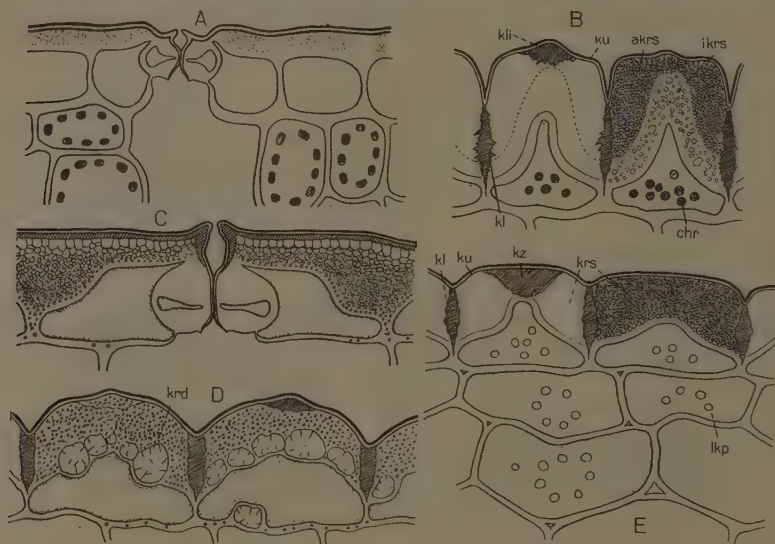


Abb. 10. A *Hereroa dolabriformis*, Querschnitt durch die Blattepidermis. B *Lithops opalina*, Querschnitt durch die Epidermis der Endfläche des Blattes, *ku* Kutikula, *kl* kutinisierte Leiste, *kli* kutinisierte Linse, *akrs* äußere Kristallschicht, *ikrs* innere Kristallschicht. C *Conophytum frutescens*, Querschnitt durch die Epidermis der Endfläche des Blattes. D *Lapidaria Margaretae*, Querschnitt durch die Epidermis des Blattspitzenteiles, *krd* Kristalldruse. E *Lithops optica*, Querschnitt durch die Epidermis der Endfläche des Blattes, *ku* Kutikula, *kl* kutinisierte Leiste, *kz* kutinisierte Zapfen, *krs* Kristallschicht, *lkp* Leukoplasten.

keil-, kreisel- bis stäbchenförmig ein; solche kutinisierte Leisten sind ja auch bei vielen anderen Pflanzenfamilien bekannt. Unter den Mesembrianthen kommen sie vornehmlich bei den *Lithops*-Arten vor. Und zwar werden hier die kutinisierten Leisten stets in der Mitte der Zellen auch noch von kutinisierten Linsen (vgl. unter c)) begleitet. Die Leisten und Linsen stehen gelegentlich durch eine dünne kutinisierte Schicht miteinander in Verbindung. Diese Art der Kutinisierung findet man

außer bei *Lithops* bei *Conophytum calculus*, das, wie schon hervorgehoben, anatomisch mit *Lithops* übereinstimmt, und bei *Lapidaria Margaretæ* (Abb. 10 D).

Die kutinisierten Leisten sind nach Form und Länge ziemlich verschieden. Ihre Seitenränder sind zickzackförmig oder wellig konturiert. Auf sehr dünnen Schnitten kann man an ihnen ferner noch viele ganz feine Zäckchen erkennen. Die Grenze der kutinisierten Leisten gegen die Zelluloselamellen bildet also keine glatte Fläche (Abb. 10 B, kl). Dieser Typus der kutinisierten Leisten ist vorhanden bei *Lithops Lesliei*, *L. bella*, *L. terricolor*, *L. lateritia* und *L. optica* (vgl. Abb. 4 A, B und C, Abb. 5 B, Abb. 10 E). Am deutlichsten ist er aber bei *L. lateritia* ausgebildet. Bei *L. optica* dagegen zeigt der Querschnitt der Leisten einen Übergang in die Spindelform. Bei *L. turbiniformis* ist ihr Profil birnenförmig mit unten aufgesetzten Spitzen (Abb. 4 D). Nicht selten ist der Querschnitt der kutinisierten Leisten spindel- oder stäbchenförmig; spindelförmig z. B. bei *L. opalina* (Abb. 10 B), wo ihre Ränder kräftig gezähnt sind. Ausgesprochen stäbchenförmig mit zugespitztem Ende sind die Querschnitte der kutinisierten Leisten bei *L. pseudotruncatella* (Abb. 13 B). Das Profil der Leisten schwankt aber nicht nur nach der Art, sondern schon in einem und demselben Blatt.

Das Gesagte gilt vornehmlich für die Endflächen der Korpuskeln. Nach den Seitenflächen zu werden die Leisten allmählich kürzer, um an der Blattbasis in kleine, kaum erkennbare Vorsprünge überzugehen. Kutinisierte Leisten mit länglich-birnförmigem Profil kommen auch bei *Rimaria Heathii* vor, bei der im Unterschied zu den bisher besprochenen Arten keine Kutinisierung in den Zellmitten zu sehen ist (Abb. 8 C).

Kutinisierte Leisten habe ich auch bei vielen solchen Arten beobachtet, bei denen die Außenmembran der Epidermis sonst eine gleichmäßig dicke kutinisierte Schicht aufweist. Hier wird diese Gleichmäßigkeit an den Zellgrenzen also dadurch unterbrochen, daß kutinisierte Leisten in die Querwände vorspringen. Solche kräftig ausgebildete kutinisierte Leisten mit nagelähnlicher Querschnittsfigur kommen bei den *Juttadinteria*-Arten vor (Abb. 6 A und B); hier ist die kutinisierte Schicht der Außenmembran 3—4 μ dick. Ähnliches gilt für *Psammophora longifolia* am Blattkiel, nur mit dem Unterschied, daß hier die kutinisierten Leisten mit kolben- bis stiefelförmigem Profil in die Seitenwände hineinragen (Abb. 9 D). Bei den *Juttadinteria*-Arten nehmen die nachträglich gebildeten antiklinen Zellwände¹⁾ an der Leistenbildung nicht

1) Bei diesen Arten entstehen nämlich durch nachträgliche antikline Teilungen kleinere Zellen innerhalb einer größeren vorgewölbten Epidermiszelle!

teil (Abb. 6 A, B und C). Gleiches gilt bei *Psammophora longifolia* für die kleineren Epidermiszellen, die sich zu größeren Gruppen zusammenschließen (Abb. 9 D). Kutinisierte Leisten in einfacher Form habe ich noch bei *Dinteranthus puberulus* und *D. microspermus* beobachtet.

c) Lokale linsen- und zapfenartige Kutinisierung.

Wie die Anfänge der kutinisierten Leisten sind auch die Anfangsstadien kutinierter Linsen bei Conophyten zu finden. Bei *C. Wettsteinii* (Abb. 7 A) und *C. Nevillei* treffen wir in den Zellmitten schon angedeutet kutinisierte Linsen, die nicht selten höckerförmig nach außen hervorragen.

Stärker entwickelt ist solche lokale Kutinisierung bei *Lithops*, ja hier erreicht sie ihre typische und stärkste Ausbildung. Noch schwach entwickelt finden sich die Linsen bei *L. turbiniformis* (Abb. 4 D, Abb. 5 A). Die kutinisierte Schicht verdickt sich hier gegen die Zellmitten und dringt mit zahlreichen, zäpfchenförmigen Vorsprüngen in die darunterliegenden, mit Kalziumoxalatkristallen inkrustierten Zelluloselamellen ein. Die Grenze zwischen kutinierter Schicht und diesen verläuft also nicht glatt, wie von Schmid angegeben wird (1925, S. 50), sondern zickzackförmig. Etwas stärker ausgebildet sind die kutinisierten Linsen in den Epidermiszellen der *L. lateritia* (Abb. 4 A, *kli*). Die Dicke der kutinisierten Schicht nimmt hier an den Zellrändern bis fast zum Verschwinden ab. Ähnliches ist der Fall bei *L. opalina*, wo die kutinisierten Schichten in der Zellmitte Höcker bilden (Abb. 10 B, *kli*).

Zapfenartige Kutinisierung, die von der Kutikula fast bis zur untersten Membranlamelle der Außenwand reicht, kommt besonders bei *L. bella* und *L. Lesliei* vor (vgl. Abb. 4 C, Abb. 5 B, C). Die Zapfen verjüngen sich nach unten bei *Lithops Lesliei* langsamer, bei *L. bella* rascher, und an ihren Spitzen greifen sie fingerartig in die Zelluloselamellen ein. In der kutinisierten Schicht der Außenwände überschneiden sich bei diesen Arten übrigens Kutinisierung und Kalkinkrustation (vgl. Abb. 4 C, a mit b); sonst sind in den allermeisten Fällen die mit Kalziumoxalatkristallen angefüllten Zelluloselamellen der Außenwände im Gegensatz zu Reüles Angaben (1937, S. 404, 410) nicht kutinisiert. Die gleiche Ausbildung wie bei *L. bella* und *L. Lesliei* zeigt der mächtige, kutinisierte Zapfen von *L. optica* (Abb. 10 E). Hier breitet er sich von der Zellmitte seitlich fast bis zu den Zellrändern aus, so daß seine Grenze im Flächenbilde unweit von diesen verläuft. Bei *L. pseudotruncatella* und *L. terricolor* ist die Kutinisierung in der Zellmitte ein Übergang zwischen Linsen- und Zapfenform (Abb. 4 B, Abb. 13 B).

3. Wachsüberzüge auf der Kutikula.

Wachsüberzüge findet man bei der Gattung *Mesembrianthemum* nur selten und in schwacher Ausbildung. Ihr Vorkommen haben schon Oberstein (1910, S. 19) und Metzler (1924, S. 69) beobachtet. Unter den 70 von mir untersuchten *M.*-Arten konnte ich mich nur bei vier Arten von ihrem Vorhandensein überzeugen. Eine Auflagerung kleiner Wachskörner von etwa 0,5—1,5 μ Durchmesser habe ich bei *Oscularia deltooides* beobachten können. Diese Wachsbereifung verleiht den Blättern weißlich-bläuliche Farbe. Man kann sich von der Anwesenheit des Waxes schon durch die Unbenetzbarkeit der Blätter überzeugen. Auch sonst ist das Wachs fast ausschließlich in körniger Form aufgelagert. Die Wachskörnchen sind von unregelmäßiger, rundlicher oder ellipsoider Gestalt und durch kleinere Zwischenräume voneinander getrennt. Ihr Durchmesser beträgt durchschnittlich 1 μ .

Ziemlich deutliche Wachsüberzüge habe ich ferner bei *Oscularia caulescens*, sowie in schwächerer Form bei *Pleiospilos Bolusii* und *Juttadinieria albata* gefunden.

Ich halte es für wahrscheinlich, daß das Wachs an den natürlichen Standorten verbreiteter oder wenigstens in größerer Menge vorkommt, als ich es bei den kultivierten Arten gesehen habe. Denn die Stärke der Wachausscheidung dürfte von den ökologischen Verhältnissen, vor allem von der Feuchtigkeit und Bestrahlung, wesentlich beeinflußt werden. Dies bestätigt Oberstein (S. 19); er hat unter anderem „bei *M. relaxatum* besonders an jungen oder sehr sonnig stehenden älteren Blättern körnige Auflagerung von Wachs“ festgestellt.

Abschnitt III.

Inkrustation der Zellwände mit Kalziumoxalatkristallen.

Daß in den Epidermismembranen von *M.*-Arten Kristalle, und zwar von Kalziumoxalat, vorkommen, hat schon Graf zu Solms-Laubach beobachtet und nachgewiesen (S. 509). Sie bedingen die matt grau-grüne bis weiß-graue Farbe vieler stark xeromorpher Arten, über deren Kalziumoxalatinkrustation in der Literatur Genaues aber kaum bekannt ist. Reule hat diese Eigentümlichkeit der Membranen merkwürdigerweise weder erwähnt, noch selbst beobachtet, wenn er auch von „Körnelung“ gewisser Membranlamellen spricht, die er aber irrtümlich für die kutinisierten Schichten gehalten hat.

Die Kristallnatur der kornartigen Einlagerungen kann leicht mittels des Polarisationsapparates festgestellt werden: Die Kristalle leuchten mit hellem Glanz auf. Wie es für Kalziumoxalat bezeichnend ist, verändern sich die Kristalle mit Essig-

säure nicht; dagegen lösen sie sich in Salzsäure auf, ohne aufzubrausen. Auch in Salpetersäure und Chlorzinkjod sind sie löslich, in letzterem infolge der Anwesenheit von Salzsäure. Die bei den *Mesembrianthemum*-Arten in den Epidermismembranen selten fehlenden Kalziumoxalatkristalle sollen nach Graf zu Solms-Laubach dem rhombischen Kristallsystem angehören.

Menge und Verbreitung solcher Kristalle in den Epidermis-membranen sind außerordentlich verschieden; gleiches gilt für die An-ordnung und für die Größe der Kristalle. Die Stärke der Kalk-inkrustation wechselt sehr, und zwar mit der Lage der Blatteile im Raum und deren hiervon abhängigem Lichtgenuß. Diejenigen sukkulenten Formen, deren Blätter größtenteils im Sande verborgen sind und nur mit ihren Spitzenteilen daraus hervorragen, lassen solche Unterschiede zwischen den bestrahlten und den nicht bestrahlten Blatteilen deutlich erkennen. Diese und andere Beobachtungen bestärken mich in der Annahme, daß die Inkrustation der Membran mit Kalziumoxalatkristallen in hohem Maße von der Intensität des einstrahlenden Lichtes beein-flußt wird. Schmid (S. 50) hat z. B. für *Lithops pseudotruncatella* bei Individuen vom natürlichen Standort eine wesentlich stärkere Kalk-inkrustation als bei den kultivierten gefunden. Im Anschluß daran schreibt er: „Sie ist auch vermindert, solange das Blattpaar von dem pergamentartigen Häutchen älterer Blätter umschlossen ist, um alsbald anzusteigen, wenn die Hülle durchbrochen und die Epidermis von direktem Licht getroffen wird. Ebenso verzeichnet sich vom Frühling gegen den Sommer hin eine Zunahme des Inkrustationsgrades“. Ein gewisser Zusammenhang zwischen der Dicke der Außenmembranen und der Stärke der Inkrustation besteht insofern, als die Kristalle mit abnehmender Wanddicke kleiner und spärlicher werden. In sehr dünnen Epidermis-außenwänden, wie bei *Monilaria salmonea*, können sie sogar ganz ver-schwinden. Bei einer anderen *Monilaria*-Art sind sie aber, wenn auch in kaum erkennbarer Kleinheit und nur in minimaler Menge, vorhanden. Bei allen anderen untersuchten Mesembrianthemem konnte ich die Kalkinkrustation in stärkerer Ausbildung beobachten. Gleich darauf hinzuweisen ist, daß die Kristalle an bestimmten Stellen des Blattes ganz, an anderen dagegen lokal fehlen können. Ja, die Inkrustation kann überhaupt nur lokalisiert auftreten. Darauf werde ich am Ende dieses Abschnittes näher eingehen.

Folgende Größenklassen und Formen der Kristalle habe ich beobachtet: 1. Feine Körnelung (Durchmesser unter $1\ \mu$), 2. Kristall-„Sand“ (Durchmesser $1\text{--}3\ \mu$), 3. Größere Kristalle (Durchmesser $2\text{--}10\ \mu$), 4. Kristalldrusen (Durchmesser $10\text{--}16\ \mu$).

Wenn auch alle diese Formen und Größen manchmal an einer und derselben Stelle eines Blattes nebeneinander auftreten können, herrschen doch bei den meisten Arten bestimmte Kristallgrößen und -formen vor (vgl. die Abbildungen). Bei vielen mesomorphen Arten mit mäßig verdickter oder dünner Epidermis treten sie z. B. als feine Körner auf (Abb. 10 A). Solche lassen die Außenmembranen besonders im Flächenbild punktiert erscheinen. Größere Kristalle enthalten dagegen die Membranen stark xeromorpher Arten, wie solche von *Lithops* und *Conophytum* (vgl. Abb. 4 C, D; Abb. 8 B; Abb. 10 B, C; Abb. 11 C). Bemerkenswert ist, daß diese großen Kristalle nicht regellos zwischen kleineren eingelagert vorkommen, daß vielmehr eine bestimmte Anordnung nach der Größe herrscht. Während bei *Conophytum* meist die größten Kristalle die äußersten Lamellen der Membran unter der kutinisierten Schicht einnehmen, ist dies bei *Lithops* gerade umgekehrt: hier sind also die großen Kristalle in den untersten inkrustierten Lamellen zu finden (vgl. z. B. Abb. 4 A rechts mit Abb. 10 C). In der Gattung *Conophytum* habe ich nur bei *C. calculus*

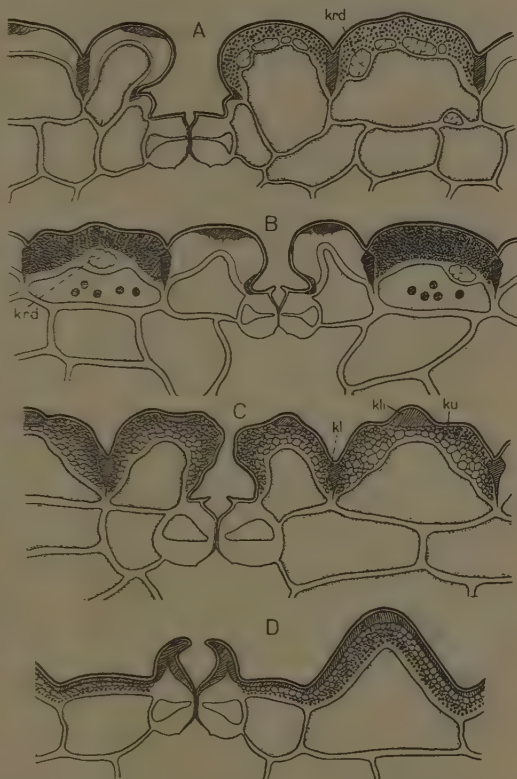


Abb. 11. A *Lapidaria Margaretae*, Querschnitt durch die Epidermis des Blattspitzenteiles, krd Kristalldruse. B *Lithops lateritia*, Querschnitt durch die Epidermis vom oberen Teil der Mantelfläche, krd Kristalldruse. C *Conophytum calculus*, Querschnitt durch die Epidermis der Endfläche des Korpuskels, ku Kutikula, kl kutinisierte Leiste, kli kutinisierte Linse. D *Conophytum Nevillei*, Querschnitt durch die Epidermis der Endfläche des Blattes.

beobachtet, daß die innere Hälfte der Membran größere und die äußere kleinere Kristalle enthält (vgl. Abb. 11 C).

Kristalldrüsen, und zwar von bedeutender Größe, konnte ich besonders reichlich bei *Lapidaria Margaretae* (Abb. 10 D, Abb. 11 A) beobachten. Sie kommen gelegentlich auch bei *Lithops* in kleineren Mengen vor, so bei *L. lateritia* (Abb. 11 B) und *L. pseudotruncatella*. Ferner habe ich Drüsen an gewissen Stellen der Blätter von *Dinteranthus microspermus* angetroffen, und zwar dort, wo sich die verwachsenen Blatthälften voneinander trennen.

Über Beschaffenheit und Verteilung der Kristalle scheinen mir folgende Beobachtungen erwähnenswert; denn in der Literatur findet man darüber gar keine Angaben. Die Epidermismembran enthält überhaupt keine Kristalle bei *Monilaria salmonea*, *Aptenia cordifolia*, *Mitrophyllum mitratum* (Fig. 7 C), bei *Meyerophytum Meyeri* und *Muiria Hortenseae*. Zu diesen Formen mit zarten Epidermis kommt noch *Pleiospilos Bolusii* hinzu, bei der die Epidermiswand ziemlich stark ($12\ \mu$) verdickt ist.

Nur sehr schwache Körnelung weisen auf: *Disphyma crasulina*, *Trichodiadema stelligerum*, *Delosperma Brunnthaleri*, *D. subincanum*, *D. echinatum* und *Hymenocyclus Herrei*. Bei *Disphyma* ist solche Kristallkörnelung nur in den Blasen Zellen, und zwar an den zentralen Teilen ihrer Außenwände, vorhanden, während sie in den übrigen Epidermiszellen ganz fehlt. Gleiches gilt für die *Trichodiadema*-Arten, wo die gekörnelte äußere Schicht übrigens nur ein Drittel der Außenwand ausmacht. Bei den *Delosperma*-Arten füllen die feinen Kristallkörner dagegen in den Blasen Zellen oder den Haaren, auf die die Körnelung beschränkt ist, den größeren Teil der Außenmembran aus.

Als feine Körner kommen die Oxalatkristalle ferner vor bei *Oscularia caulescens*, *O. deltoides*, *Nananthus vittatus*, *N. rubrolineatus*, *Hereroa dolabriformis* (Abb. 10 A) und *Psammophora longifolia* (Abb. 9 C, E). *Oscularia* zeichnet sich durch sehr schwache Kristallkörnelung aus. Bei *Nananthus* erfüllen die Kristalle die Epidermisaußenwand bis auf einen schmalen Saum um die Zellumina; die Außenmembran an den Zellgrenzen bleibt dagegen kristallfrei. Das gleiche gilt für *Hereroa dolabriformis* (Abb. 10 A). Bei *Psammophora* umfaßt die Körnelung nur die äußere Hälfte der Membran (Abb. 9 D). Etwas größere Kristallkörner, jedoch nur in geringen Mengen, enthalten die Epidermismembranen von *Hymenocyclus Herrei*, hier treten solche gelegentlich selbst in den Epidermiszellen auf.

Die bisher besprochenen Kristallkörner zeichnen sich dadurch aus, daß ihre Durchmesser nie über $1\ \mu$ steigen. Eine größere Reihe von Arten enthält aber in ihren Epidermismembranen Kristalle von bedeutender Größe mit einem Durchmesser von $1\text{--}3\ \mu$. Als Beispiele seien genannt: *Fenestraria*, *Argyroderma*, *Eberlanzia hospitalis*, *Calamophyllum cylindricum*, *Ruschia Putterilii*, *Acrodon bellidiflorus* und *Carruanthus caninus*. Alle diese Arten stimmen darin überein, daß ihre Außenwände bis zur untersten schmalen, an den Zellinnenraum grenzenden Zelluloseschicht dicht mit den Kristallen gefüllt sind (Abb. 5 D). Diese kristallfreie Zelluloselamelle ist ganz besonders schmal bei *Acrodon bellidiflorus*. Sie kann sogar ganz verschwinden, wie bei *Fenestraria*. Sonst aber läßt sich stets eine mehr oder weniger breite kristallfreie Lamelle um das Zellumen erkennen. Im Gegensatz zu diesen Arten treten die Kristalle bei *Semnanthe lacera* in so schmalen Membranschicht auf, daß sie nur $1\text{--}2$ Reihen bilden. Diese Kristallschicht nimmt hier immer nur die äußerste Partie der Membran unter der Kutikula ein. Bei mehreren dieser Arten konnte ich Schwankungen in der Dicke der Kristallschicht feststellen.

Noch größere Kristalle von $2\text{--}10\ \mu$ Durchmesser kommen insbesondere bei *Lithops* und *Conophytum* vor. Bezeichnend für *Lithops* ist, daß die Kristalle nicht eine überall gleich breite Schicht bilden. Vielmehr sind die inkrustierten Schichten in den Zellmitten zapfenförmig verdickt, und zwar so, daß diese Zapfen der oberen Ausbuchtung des Zellumens zugekehrt sind; hier bleibt infolgedessen nur eine ganz schmale innerste Lamelle kristallfrei (Abb. 4 A, D). Rings um diese inkrustierten Zapfen, die Marloth (1929) und andere Forscher mit Zystolithen verwechselt zu haben scheinen, worauf ich später (vgl. S. 138) genauer eingehen muß, sind dagegen nur die äußeren Lamellen der verdickten Außenmembran mit Kristallen gefüllt (Abb. 4 A, C, D). Die Kristalle sind so dicht gepackt, daß die inkrustierten Schichten bei schwächerer Vergrößerung einen homogenen Eindruck machen. Erst an dünnen Schnitten werden die einzelnen Kristalle bei stärkerer Vergrößerung erkennbar (Abb. 4 C). Der äußere Teil der inkrustierten Lamellen, zwei Drittel derselben umfassend, besteht aus kleineren, gleichgroßen Kristallen. Die inneren inkrustierten Schichten gegen die Zelluloselamellen hin sind dagegen durch größere Kristalle ausgezeichnet (vgl. Abb. 4 A—D, Abb. 5 A, B). Deren Durchmesser kann $4\text{--}5\ \mu$ betragen; nach außen hin nimmt er allmählich ab, bis die Schicht der kleinsten, gleichgroßen Kristalle beginnt, worin die Kristalle mehr oder weniger radiär, bezogen auf die Zellmitte, angeordnet sind (Abb. 5 B links,

4A rechts). Dies alles gilt für *L. lateritia*, *L. bella*, *L. turbiniiformis* und *L. Lesliei*.

Einige andere *Lithops*-Arten zeigen insofern hiervon Abweichungen, als ihre Kristallschicht in den Zellmitten nicht zapfenartig verdickt, und als ihre ganze verdickte Außenwand bis auf einen schmalen Saum um das Zellumen mit Kristallen angefüllt ist (Abb. 10 E, *krs*). Als Beispiel dafür ist *L. optica* zu nennen. Eine dickere kristallfreie Zelluloseschicht, die aber unter dem Zapfen sich verjüngt, treffen wir bei *L. pseudo-truncatella*.

Daß die Zentralpartie der Epidermiszellen im Flächenbild hell und die Peripherie der Zellen ringförmig dunkel erscheint, ist schon Oberstein (S. 21) und Schmid (S. 51) aufgefallen. Dies kommt nach ihnen zustande einerseits dadurch, daß der mittlere Teil der Außenmembran infolge Ausbuchtung des Zellumens schwächer verdickt ist, und andererseits dadurch, daß die Außenwände in den peripheren Zellteilen dichter mit Kristallen angefüllt sind. In Wirklichkeit aber ist die Dicke der inkrustierten Schicht überall gleich.

Ein ganz anderes Bild zeigt die Epidermis von *L. opalina* (Abb. 10 B). Die bis auf einen schmalen Innensaum ausgedehnte Kristallschicht der außergewöhnlich stark verdickten Außenmembran läßt zwei Zonen erkennen: 1. eine äußere, die mit Kristallen dicht angefüllt ist, und 2. eine innere, worin die Kristalle weniger dicht liegen, aber dafür um so größer sind.

Zu den *Lithops*-Typen kann hinsichtlich ihrer Kristallordnung sowie ihrer sonstigen anatomischen Merkmale auch *Conophytum calculus* gerechnet werden, wo eine Inkrustation der Epidermis ähnlich wie bei *Lithops* vorkommt (Abb. 11 C). Das gleiche gilt, wenn auch nicht so genau übereinstimmend, für *Rimaria Heathii*. Von ganz besonderem Interesse sind die *Conophytum*-Arten; denn sie enthalten in ihren Epidermismembranen die größten Einzelkristalle aller Mesembrianthen. Bei *C. frutescens* und *C. obeordellum* erreichen sie einen Durchmesser von 10—12 μ (Abb. 8 B, Abb. 10 C). Sie füllen bei der ersteren Art, eine innerste Zelluloselamelle von nur 2—3 μ Breite freilassend, fast die ganze Außenwand an. Mit unwesentlichen Abweichungen gilt dies auch für alle anderen *Conophytum*-Arten. Jedoch sind die Kristalle ihrer Größe nach umgekehrt wie bei *Lithops* angeordnet; die größeren nehmen die äußersten Teile der Membran ein (vgl. Abb. 6 F, Abb. 7 A, Abb. 8 A, B). Nach dem Zellumen hin werden die Kristalle dagegen kleiner, so daß zu innerst nur kleine Kristallkörner vorkommen (Abb. 10 C). Diese Anordnung läßt auch bereits das Flächenbild er-

kennen: Bei höherer Einstellung werden die größeren, bei tieferer dagegen nur kleinere Kristalle sichtbar.

Wie schon erwähnt, kommen bei gewissen Arten auch große Kristalldrusen vor. Ihr Durchmesser beträgt durchschnittlich 8 bis 12 μ , im extremen Fall 15—16 μ . Besonders reich an solchen sind die Epidermismembranen von *Lapidaria* (Abb. 10D, Abb. 11A), und zwar schwankt ihre Zahl und Größe hier je nach der Blattstelle sehr. Sie treten besonders an der starkem Licht ausgesetzten Blattspitze in größerer Menge auf. Gegen die Blattbasis nehmen sie an Zahl und Größe ziemlich rasch ab. Bemerkenswert ist weiter, daß sie auch, und zwar stets von Zelluloselamellen umhüllt, in das Zellumen vorragen können. Übrigens sind sie nicht nur auf die Außenwände beschränkt, sondern treten manchmal auch in den Seiten- und Innenwänden auf (Abb. 10D). Selten trifft man Drusen auch bei *Lithops* an. Ziemlich reichlich konnte ich sie an Schnitten durch den Spaltrand des Blattpaares von *L. lateritia* beobachten, während sie auf den Endflächen der Korpuskeln fast ganz fehlen. Im oberen Teil der Mantelflächen kommen sie dagegen wieder vor (Abb. 11B).

Die Kalziumoxalatkristalle sind im allgemeinen nur in die Außenmembranen der Epidermiszellen eingelagert. In seltenen Fällen treten sie aber auch gleich den Drusen in den Seiten- und Innenwänden auf. Dies fand ich bei: *Fenestraria rhopalophylla*, *F. aurantiaca*, *Titanopsis Fulleri*, *Lapidaria Margaretae*, *Stomatium Fulleri* und *Argyroderma Jacobsenianum*. Bei *Stomatium Fulleri* (Abb. 12D) habe ich allseitige Einlagerung der Kristalle in die Epidermismembranen nur an den Warzen der Blattoberfläche angetroffen.

Ich habe schon darauf hingewiesen, daß die Stärke der Inkrustation je nach den Blattregionen allmählich oder rasch wechseln kann. Im allgemeinen nimmt sie nach der Blattbasis hin ab. Besonders reich an Kristallen sind dagegen, wie bereits betont, in der Regel die Stellen, die vom Licht am stärksten getroffen werden. So zeigen z. B. die Endflächen der Korpuskeln vieler extremer Xerophyten stets die mächtigste Inkrustation. Dagegen weisen ihre Korpuskeln an den Blattinnenflächen dort, wo sich der Spalt befindet, keine Kristalleinlagerung mehr auf; und am Spaltrand macht sich eine rasche Abnahme der Körnelung bemerkbar.

Noch interessanter ist die Tatsache, daß die Kristalle manchmal nur lokalisiert vorkommen oder lokalisiert fehlen können. So findet man bei zahlreichen Arten, deren Blätter punktiert erscheinen, Kristalle meist nur lokalisiert eingelagert. Sie sind alsdann auf die flachen

oder erhabenen Punkte beschränkt, wo übrigens der Epidermis stets Spaltöffnungen fehlen. Hierfür sind *Faucaria acutipetala* (Abb. 7 B, D) und *Hereroa Stanleyi* vorzügliche Beispiele. Bei *Psammophora longifolia* ist die Lokalisation insofern unvollkommener, als in den Zwischen-

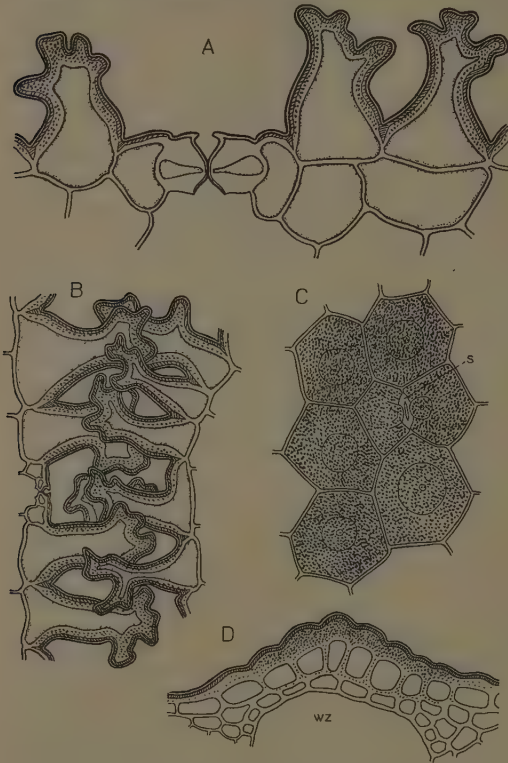


Abb. 12. A *Gibbaeum geminum*, Querschnitt durch die Epidermis. B *Gibbaeum geminum*, Querschnitt durch die Verzahnungsstelle eines jungen Blattpaares. C *Ruschia perfoliata*, Epidermis der Blattoberseite in Aufsicht, s Spaltöffnung. D *Stomatium Fulleri*, Querschnitt durch eine Warze der Epidermis, die auf dem Blatt wie ein weißer Flecken erscheint, wz Wasserzelle.

räumen zwischen den stark inkrustierten Stellen noch schwache Körnelung nachweisbar ist (Abb. 9 E). Das gleiche gilt für *Odontophorus albus*; hier vereinigen die Haarzellen sich zu Gruppen und ragen als solche gemeinsam über das Niveau der Epidermis vor. Vollkommen kristallfrei bleiben auch die Partien zwischen den Warzen der Epidermis von *Titanopsis Fulleri*; die mit bloßem Auge sichtbaren großen Warzen weisen dagegen recht starke Körnelung auf. Die Inkrustation kann sich auch auf einzelne Zellen beschränken. So enthalten nur die vereinzelt kuppelförmig hervorragenden Zellen von *Corpuscularia Taylora* (Abb. 3 D) in ihren Außenwänden

feiner Körner. Das gleiche wurde bereits auf S. 128 u. a. für die Blasenzellen von *Disphyma*, *Trichodiadema* und *Delosperma* erwähnt. Ferner habe ich bei zahlreichen Arten Gelegenheit gehabt festzustellen, daß die Nebenzellen der Spaltöffnungen schwächere Körnelung zeigen,

oder daß die Kristalle in ihren Wänden sogar ganz fehlen. Den letzteren Fall fand ich bei *Gibbaeum geminum* (Abb. 12 A) und an der Blattbasis der *Corpuscularia Taylori*, wo die Epidermis sonst eine ziemlich gleichmäßige Körnelung zeigt.

Ein ganz anderes Bild von der flächenförmigen Lokalisation der Kristalle bekommt man bei *Conophytum Nevillei*: Hier fehlen die Oxalatkristalle merkwürdigerweise an den Punkten, durch welche die unter der Epidermis befindlichen anthozyanhaltigen Zellen rötlich durchschimmern (Abb. 3 C).

Die kristallfreien Zellbänder bilden nicht selten streifenförmige verzweigte Linien. Dadurch erscheint die Oberfläche des Blattes marmoriert, wobei diese Linien sich in roter Färbung von der dunkelgrauen Grundfläche des Blattes abheben. Das ist der Fall bei *Conophytum scitulum* (Abb. 3 B). Übrigens kommt Anthozyan nur an den kristallfreien Stellen im Hypoderm vor.

Abschnitt IV.

Die Spaltöffnungsapparate.

1. Die Schließzellen.

Trotz der großen Vielgestaltigkeit der Gattung *Mesembrianthemum* weisen, worauf schon Reule hingewiesen hat, ihre dem Amaryllideen-Typus entsprechenden Spaltöffnungen bei allen Arten weitgehende Übereinstimmung in Form und Bau auf. Ihre Schließzellen sind an den Außen- und Innenwänden mehr oder weniger verdickt, während die Bauch- und Rückenwände verhältnismäßig dünn bleiben. Nicht selten erscheint ihr chlorophyllhaltiger Zellraum im Querschnitt zu einem schmalen Spalt verengt. Extrem verdickt sind die Wände der Spaltöffnungen von *Argyroderma Jacobsenianum*. Schließzellen mit verhältnismäßig wenig verdickten Membranen kommen dagegen bei den Arten vor, die durch zartwandige Epidermis ausgezeichnet sind. Hier ist ihr Lumen im Querschnitt annähernd rechteckig bis quadratisch (Abb. 13 A). Was die Größe der Spaltöffnungen betrifft, so ist Oberstein (S. 27) zu folgenden Ergebnissen gelangt, die ich bestätigen kann: „Als Mittelwert sämtlicher gemessenen Schließzellen ergibt sich etwa 35 μ Länge bei 10 μ Breite und 15 μ Höhe. Im allgemeinen sind die halb und ganz eingesenkten Spaltöffnungen von etwas stattlicheren Dimensionen, besonders in der Höhe“.

Die Schließzellen lassen an der Ausgangsöffnung stets mehr oder minder stark vorspringende Kutikularleisten erkennen. Bei gewissen

Arten können diese Vorderleisten mächtig entwickelt sein, wodurch alsdann ziemlich geräumige Vorhöfe entstehen (Abb. 11 D). An der Bildung der Vorderleisten nehmen, wie schon Reule (S. 414) hervorgehoben hat, die Zelluloselamellen der Schließzellmembranen nicht oder nur minimal teil; diese Leisten werden fast stets nur von der Kutikula gebildet. Bei *Conophytum*-Arten findet man aber unter der Kutikula auch eine kutinisierte Schicht (vgl. Abb. 6 F, Abb. 8 A, B). Entgegen der Behauptung von Reule (S. 414) konnte ich aber abgesehen von

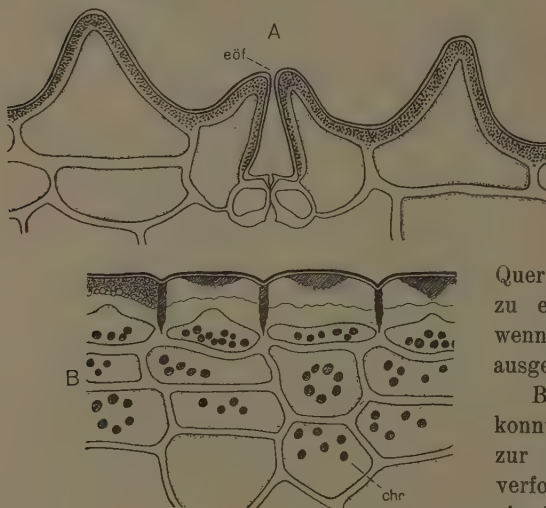


Abb. 13. A *Ruschia perfoliata*, Querschnitt durch die Epidermis der Blattoberseite mit einer eingesenkten Spaltöffnung, eöf Eisodialöffnung. B *Lithops pseudotruncatella*, Querschnitt durch die Epidermis der Endfläche des Korpuskels, chr Chromoplasten.

ganz wenigen Ausnahmen überall auch Hinterleisten beobachten (vgl. die Abbildungen). Allerdings sind sie meist so schwach entwickelt, daß es eines sehr dünnen und genauen

Querschnittes bedarf, um sie zu erkennen. Sie dürften, wenn auch nur ganz schwach ausgebildet, keiner Art fehlen.

Bei den meisten Arten konnte ich die Kutikula bis zur stets engen Atemhöhle verfolgen; bei manchen endigt sie aber schon in der Gegend der Hinterleisten.

Während im allgemeinen besondere Nebenzellen vorhanden sind, entbehren die Spaltöffnungen solche bei

einigen Arten, bei denen Haare oder Blasenzellen vorkommen, wie z. B. bei *Odontophorus albus*, *Muiria Hortenseae*, *Astridia velutina*, *Aptenia cordifolia*, *Monilaria salmonea*, *Mitrophyllum mitratum* usw.

2. Verteilung der Spaltöffnungen.

Über die Zahl der Stomata und ihre Verteilung wissen wir bei den *Mesembrianthemum*-Arten noch fast garnichts. Die Stomata sind über ihre Blätter sehr verschieden verteilt. Die Arten weisen ja auch große ökologische Mannigfaltigkeit auf. Je xeromorpher eine Art ist,

um so deutlicher macht sich die Verlegung der Spaltöffnungen von den Endflächen der Korpuskeln auf die Mantelflächen bemerkbar. Bei den mehr mesomorphen strauchigen Arten nimmt die Zahl der Spaltöffnungen gegen die Blattbasis hin dagegen allmählich ab; das gleiche gilt bei den kreiselförmigen, stark xeromorphen Arten auch für die Mantel-(Außen-)seiten der Blätter.

Nicht selten sind die Spaltöffnungen in bestimmter Richtung orientiert. Dies konnte ich besonders deutlich an den Außenflächen der verkehrt-kegelförmigen Blätter von *Fenestraria aurantiaca* beobachten; hier sind sie sämtlich senkrecht zu der Blattachse gestellt und bilden ringförmige Linien um das Blatt. Deshalb bekommt man an einem Querschnitt durch das Blatt alle Spaltöffnungen im Längsschnitt zu sehen. Bei solchen xeromorphen Arten, deren Blätter bis zu ihren Spitzen am natürlichen Standort im Sande verborgen sind, kommen die Spaltöffnungen an den freien Endflächen in geringerer Zahl als an den Mantelflächen vor, so z. B. bei *Lithops* und *Conophytum*. Sie können dort sogar ganz fehlen; das ist der Fall bei *Fenestraria aurantiaca* und *F. rhopalophylla* entsprechend der Angabe Schmuckers (S. 6): „entgegen den Angaben von Marloth wurden weder bei *rhopalophyllum* noch *aurantiacum* auf den eigentlichen Fensterchen Spaltöffnungen gefunden“.

Weiter ist bemerkenswert, daß bei den Korpuskeln der *Lithops*- und *Conophytum*-Arten die Spaltöffnungen den gefärbten Linien und Flecken ihrer marmorierten Endflächen ganz fehlen, also nur auf den dazwischen liegenden Feldern vorkommen. Dies ist schon von Schmid (S. 59) bei *Lithops pseudotruncatella* beobachtet worden. Ganz fehlen sie auf den Blattinnenflächen, die den Spalt auskleiden. Spaltöffnungen fehlen auch auf den hellen Flecken der „punktierten“ Blätter vieler Mesembrianthemum-Arten. Diese Stellen bergen unter der Epidermis stets große Wasserzellen (Abb. 4 E, Abb. 7 D); daher leuchten sie, besonders wenn man die Blätter gegen das Licht hält, hell auf. Bei *Hereroa Stanleyi* und *Faucaria acutipetala* enthalten die Außenmembranen an diesen Punkten außerdem noch Kristalle (vgl. Abb. 7 B, D), während die Inkrustation bei den nicht punktierten Blättern überall gleichartig ist oder z. B. bei *Pleiospilos Bolusii* ganz fehlt.

3. Die Zahl der Spaltöffnungen.

Meist sind die Spaltöffnungen in der Epidermis der *M.*-Arten in geringer Zahl vorhanden. Ich habe bei folgenden Spezies Zählungen jeweils an verschiedenen Blattstellen vorgenommen und die Durchschnittswerte pro 1 mm² berechnet.

Spaltöffnungszahl auf 1 mm².

Delosperma Brunnthaleri . . .	51 Blattoberseite, 73 Blattunterseite
Rhombophyllum rhomboideum	51
Calamophyllum cylindricum . .	17 Blattoberseite, 25 Blattunterseite
Lithops pseudotruncatella . .	24 Endfläche, 37—40 Mantelfläche
Lithops optica	2—3 Endfläche, 12—13 Mantelfläche
Fenestraria rhopalophylla . .	0 Endfläche, 19—20 obere Hälfte der Außenseite, 8—10 in der Mitte der Außenseite, 1—2 an der Blattbasis.

Wie aus diesen Messungen hervorgeht, kann die Zahl der Spaltöffnungen je nach der Art und der Blattstelle außerordentlich schwanken. Sie entspricht mehr oder weniger den Angaben von Weiß (1866, S. 194 ff.) für *Mesembrianthemum* und für andere xeromorphe Gewächse.

Abschnitt V.

Farbstoffe in der Epidermis und in den subepidermalen Zellschichten.

1. Allgemeines. Darüber, wie die oft auffälligen und eigenartigen, von Grün oder Grau abweichenden Farben der Blätter extrem xeromorpher Mesembrianthemem zustandekommen, ist in der Literatur fast nichts und noch dazu höchstens Falsches zu finden. Auch dieser Frage bin ich daher eingehend nachgegangen. Bei zahlreichen der extrem xeromorphen, in Gestalt und Farbe an ihre natürliche Umgebung angepaßten Mimikryformen sind die aus dem Sande herausragenden freien Blattoberflächen rotbraun gefärbt. Diese Farbe kann lokalisiert oder überall, aber in verschiedener Stärke auftreten, wodurch die außerdem oft gefurchte Oberfläche fleckiges Aussehen erhält. Der Umschlagsrand gegen die Mantelfläche ist stets gleichmäßig, und zwar meist grau-rötlich-violett, gefärbt. Durch die Kalziumoxalatinkrustation der Epidermiswände erhält die Farbe fast stets einen matten Ton. Nach den Beschreibungen wildwachsender Exemplare, die wir vor allem Marloth (1913) verdanken, ist die Farbe bei den Gesteine nachahmenden Mimikryarten in deren Heimat oft viel stärker als in unseren Gewächshäusern ausgebildet. Wahrscheinlich werden daher meine nur für die Gewächshausexemplare gültigen Angaben noch mancherlei Ergänzungen bedürfen.

Marmorierung der Blattoberfläche mit bräunlicher Farbe findet sich vorwiegend bei den Gattungen *Lithops* und *Conophytum*. Die Farbe kommt entweder durch rotbraune Chromoplasten oder durch rotes oder rötlich-violettes Anthozyan oder beides zustande.

2. Chromoplasten. Von den beiden obengenannten Mimikrygattungen, welche die gelblich-bräunliche oder braunrote Farbe des Bodens annehmen, in dem sie gedeihen, weist bloß *Lithops* Chromoplasten auf. Solche kommen meist in großer Menge in den Epidermiszellen nur der Korpuskelendflächen, außerdem in ein bis zwei, selten in drei anschließenden Schichten des Mesophylls vor. Die Entdeckung, daß hier die Färbung auf Chromoplasten beruht, war überraschend; denn solchen Farbstoffträgern begegnet man in Laubblättern nur sehr selten (vgl. z. B. Geitler 1937, S. 297), merkwürdigerweise unter anderem in ebenfalls südafrikanischen xeromorphen *Aloë*-, *Gasteria*-, *Haworthia*- und *Apicra*-Arten. Der Marmorierung der Oberfläche entsprechend, schwankt die Menge und Verteilung der Chromoplasten; manchmal treten solche nur lokal auf. Ihre Farbe wechselt zwischen rot, orange, gelb und braun. Die Chromoplasten sind noch dazu merkwürdigerweise nicht selten in Farbe und Größe dimorph ausgebildet. Dies konnte ich besonders schön bei *Lithops bella* beobachten: Während sie an den schwach vertieften und dunkleren Stellen der Endfläche einen Durchmesser von 4μ erreichen, sind sie an den Zwischenfeldern von viel bescheidenerer Größe mit nur $1-1,5\mu$ Durchmesser. Die größeren sind bräunlich-orange gefärbt, während die kleineren blaßgelb aussehen (vgl. Abb. 4 A mit B). Chromoplasten habe ich außer bei den *Lithops*-Arten nur noch bei *Aloinopsis Lodewyckii* gefunden (vgl. S. 141).

An Stelle der Chromoplasten können übrigens Leukoplasten auftreten (Abb. 10 E *lkp*, sie sind in der Abbildung zum Unterschied von den punktiert gezeichneten Chromoplasten und den schraffierten Chloroplasten weiß gelassen). In diesem Falle erscheint die Blattoberfläche matt glasig, falls darunter keine Chlorophyllschicht vorhanden ist. Bei *Lithops optica* befindet sich diese milchig-glasige Stelle im zentralen Teil der Endfläche. Auch in tieferen Schichten des subepidermalen Mesophylls findet man oft an Stelle der Chromoplasten Leukoplasten (oder Chlorophyllkörner). Diese Änderung kann am Umschlagsrand schon in solchen Mesophyllzellen beobachtet werden, die der Blattoberfläche näher liegen.

3. Anthozyan. Dieser im Zellsaft gelöste Farbstoff kommt außer bei *Lithops* und *Conophytum* noch bei *Titanopsis* und *Aloinopsis*, und zwar vor allem im Hypoderm, aber auch in den Epidermiszellen, z. B. bei *Conophytum Nevillei* und *C. obcordellum*, vor. Das Anthozyan ist über die Endflächen der Korpuskeln bei diesen Mimikryformen ungleich verteilt. Bei den *Lithops*-Arten tritt es in den Furchen und

an den Flächen, die sich durch ihre rotbraune Farbe von den übrigen meist grau gefärbten Zwischenflächen abheben, in stärkerer Konzentration auf als in diesen Zwischenfeldern, wo es auch ganz fehlen kann. Am häufigsten befindet sich das Anthozyan in der obersten Reihe der subepidermalen Schichten. Nur in den dunkelgefärbten Furchen und sonstigen Zeichnungen ist es über zwei bis drei subepidermale Schichten verteilt, jedoch in sehr beschränkter örtlicher Ausdehnung. Noch deutlicher findet man lokales Auftreten des Anthozyans bei den Conophyten. Hier grenzen sich die rotgefärbten verzweigten Linien oder Flecken scharf gegen die ungefärbten Teile der Endflächen ab. Dementsprechend ist das Anthozyan im Hypoderm auf jene Stellen beschränkt.

4. Verteilung der Farbstoffe. Im folgenden möchte ich die Verteilung der Farbstoffe für einige Arten noch etwas genauer beschreiben.

1. *Lithops Lesliei*: Diese Art habe ich vor allem deshalb genau untersucht, weil Marloth (1929, S. 4) die rotbraune Farbe der Endflächen in den Korpuskeln auf rötliche „Zystolithen“ zurückführt, welche in den Außenwänden einer Anzahl von Epidermiszellen vorhanden sein sollen. Ich zitiere seine Angaben wörtlich: „The truncate flat upper end is rust coloured and carries no green tissue underneath the epidermis. The brown colour is caused by numerous reddish cystoliths which are embedded in some of the cells of the epidermis and consequently act like a reddish veil that prevents the entrance of an excessive amount of light, especially of the more actinic rays, viz., the blue, violet and ultraviolet“. Die von Marloth beschriebenen Zystolithen habe ich nirgendwo finden können (vgl. auch oben S. 129). Dagegen habe ich Chromoplasten in der Epidermis und im Hypoderm, in diesem außerdem auch noch Anthozyan gesehen. An den rotbraunen Flecken treten Chromoplasten in größerer Menge, und Anthozyan in stärkerer Konzentration auf. Den Farbton bestimmen außerdem die Interzellularräume wesentlich mit, die hier besonders reichlich auftreten. Die Flächen zwischen den rotbraunen Flecken zeigen mehr eine Mischfarbe von Braun und Grün; hier schimmert Chlorophyll der Blattaußen-seite (Mantelfläche) durch, während die Chlorophyllkörner, die unterhalb der rotbraunen Flecken in den tieferen Schichten des Mesophylls vorkommen, von den anderen Farbstoffen überdeckt werden. Vermutlich hat Marloth die zentralen zapfenartig nach unten vorspringenden, von Kristallen inkrustierten Schichten der Außenmembran für Zystolithen gehalten. Wenn nämlich der Zelluloseinnensaum der sehr stark

verdickten Außenwand nicht deutlich sichtbar ist, kann die Kristallschicht eine zapfenförmig verdickte Membran vortäuschen (Abb. 4 C); in diesem Falle gleicht in der Tat der zentrale Kristallzapfen einem Zystolithen (vgl. Abb. 4 A, B und D). Wenn Marloth diesen rötlich nennt, so liegt offenbar eine weitere Verwechslung mit den Chromoplasten vor, die Marloth (ebenso wie bisher alle anderen Forscher) ganz übersehen hat.

2. *Lithops turbiniiformis*: Bei dieser Art ist die Endfläche der Korpuskeln runzelig gefurcht und gelbbraun gefärbt. Zwischen den warzenartigen Erhebungen sind netzförmige Furchen von dunkelbraunem Farbton ausgebildet. Die Farbe der Oberfläche wird durch braun-gefärbte Chromoplasten in den Epidermis- und Hypodermiszellen und durch Anthozyan in den letzteren bestimmt. In den Furchen ist ihrer dunkleren Farbe entsprechend mehr Farbstoff vorhanden.

3. *Lithops pseudotruncatella*: Die Endfläche der Korpuskeln ist graubraun bis rotbraun gefärbt. Sie zeigt rotbraune verzweigte Linienzeichnung mit zahlreichen dunkelgraugrünen Punkten. Wie schon Schmid (S. 51) gefunden hat, kommt die rötliche Färbung durch Anthozyan in den subepidermalen Zellen zustande. Dagegen konnte ich seine Angaben für die verästelten Linien und die dazwischen auftretenden Flecken nicht bestätigen. Schmid schreibt (S. 51) im Anschluß an Marloths Beobachtungen: „Auf dem Grunde aneinanderstoßender Epidermiszellen lagern, zuerst von Marloth beobachtete, rotgefärbte Kalkkonkretionen. Sie scheinen durch die Epidermisaußenwand und verursachen die rötlichen Linienzeichnungen auf der Kreiselfläche der Blätter“. Auch Summers glaubte, an *Lithops pseudotruncatella* die Angaben Marloths über die Färbung der Blattendfläche bestätigen zu können. Er sagt (S. 1139): „In both the older and younger leaves occur the cystolith structure described by Marloth and referred to above. In *M. pseudotruncatellum* these are almost spherical, and occur at intervals as a single layer and separated from the upper epidermis by two layers of hypoderm“. Auch bei dieser Art bin ich zu ganz anderen Ergebnissen gelangt. Ähnlich wie bei *L. Lesliei* habe ich nämlich an den Linienzeichnungen und Punkten in den Epidermis- und den subepidermalen Zellen große Mengen von Chromoplasten gefunden (Abb. 13 B). In den Epidermiszellen der Zwischenfelder treten solche dagegen an Zahl und Verbreitung weit zurück. Auch das Anthozyan kommt im wesentlichen unter dem Liniensystem vor. An den fast wie Ölflecken erscheinenden Punkten liegen im Mesophyll stets große Wasserzellen, weshalb diese Punkte bei schrägem Lichteinfall in graugrüner Farbe aufleuchten.

4. Bei den anderen *Lithops*-Arten kommt eine ähnliche Marmorierung der Endflächen wie bei den besprochenen Formen und eine entsprechende Übereinstimmung in der Farbstoffverteilung vor. Die bräunlich-gelb gefärbte Endfläche von *L. bella* trägt, ähnlich wie bei *L. turbiniformis*, dunklere verästelte, allerdings schwächer ausgebildete Vertiefungen.

5. Bei *Lithops terricolor* ist die braungefärbte Endfläche durch zahlreiche dunklere Punkte ausgezeichnet, eine Erscheinung, die wiederum auf große hypodermale Wasserzellen zurückzuführen ist; die Chromoplasten und das Anthozyan scheinen hier ziemlich gleichmäßig verteilt zu sein.

6. Bei *Lithops opalina* sind beide nur in sehr geringer Menge vorhanden (Abb. 10 B); infolgedessen zeigt die Endfläche nur eine schwache Färbung.

7. *Lithops optica*: Bei dieser Art habe ich sowohl in den Epidermiszellen, als auch in zwei Schichten subepidermaler Zellen nur Leukoplasten gefunden (Abb. 10 E). Die lehmig-rötliche Farbe der Blattoberfläche beruht daher ausschließlich auf dem Anthozyangehalt der obersten subepidermalen Zellschicht. Unter den milchig-glasigen zentralen Teilen der Endfläche fehlt das Assimilationsparenchym ganz. Es beginnt erst am Umschlagsrand, um dann den übrigen Teil des Blattinnern zu umhüllen (vgl. Abb. 1, *cl* bei C).

8. *Conophytum seitulum*: Wie bei den anderen Conophyten fehlen Chromoplasten. Die rote Farbe der Linienzeichnungen beruht auch hier nur auf Anthozyan, das die darunterliegenden subepidermalen Zellen reichlich enthalten. Da an diesen Stellen in den Epidermisaußenwänden Kristalle fehlen (Abb. 3 B, *f*), leuchtet die rote Anthozyanfarbe ungeschwächt durch die Oberhaut hindurch.

9. *Conophytum Nevillei*: Die Blattendfläche zeigt rote Punktierung auf grauer Grundfläche. Da unter den Punkten Riesenzellen im Mesophyll auftreten, sind die Flecken besonders bei Betrachtung gegen das Licht durchscheinend, zumal auch hier die Epidermisaußenwände an den roten Punkten kristallfrei sind (Abb. 3 C, *f*). Außer den hypodermalen Zellen enthalten auch die Epidermiszellen Anthozyan. Der Umschlagsrand, wo Anthozyan nur in den hypodermalen Zellen vorkommt, zeigt einen gleichmäßigen rötlichen Farbton. Die Mischfarbe (rot-grün-grau) des Randes wird außer durch das Assimilationsgewebe auch noch durch die Kristallschichten in der Epidermisaußenwand bestimmt.

10. *Conophytum obcordellum*: Auch bei dieser Art habe ich Anthozyan in der Epidermis und in der darunterfolgenden Zellschicht gefunden. Auf der Endfläche der Korpuskeln sind zahlreiche purpurfarbene Punkte

vorhanden, die zu erhabenen Linien zusammenfließen. Das etwas stumpfe Leuchten dieser gefärbten Flecken kommt dadurch zustande, daß die Epidermis dieser Art im Gegensatz zu *C. scitulum* und *C. Nevillei* auch an den Flecken Kristalleinlagerung in den Epidermisaußenwänden aufweist.

11. Bei *Conophytum Wettsteinii* mit punktierten Blattendflächen konnte ich dagegen keine Farbstoffe nachweisen.

12. Anthozyan ist noch vorhanden in *Titanopsis Fulleri*, die, in Form und Farbe verwitterten Kalksteinen ähnlich, ein ausgezeichnetes Beispiel für Mimikry ist; sie besitzt an den Blattspitzen warzenförmige Erhebungen. Diese sind, wie es oft bei Kalksteinen der Fall ist, grau-rötlich gefärbt. Innerhalb dieser Warzen sind entsprechend große Wasserzellen vorhanden, die von der Epidermis durch mehrere Schichten von Mesophyllzellen getrennt sind. Nur diese Mesophyllschichten enthalten Anthozyan, das in den Furchen zwischen den Warzen fehlt. Chlorophyllkörner sind überall in den subepidermalen Zellschichten vorhanden.

13. *Aloinopsis Schooneesii*: Bei dieser Art ist Anthozyan in der ersten Zellschicht unter der Epidermis gleichmäßig verteilt; es veranlaßt die rötlich-violette Farbe der Endfläche. Die Punktierung auf der Oberseite des Blattes kommt in gleicher Weise wie bei den anderen beschriebenen Arten zustande.

14. *Aloinopsis Lodewyckii*: Diese Spezies, die ebenso wie *Titanopsis Fulleri* zu den Mimikryformen gehört, weist an den Warzen am Kopf der durch vorspringende Warzen runzeligen Blätter in den Epidermis- und den subepidermalen Zellen orangefarbige Chromoplasten, in den subepidermalen Zellen auch Anthozyan auf, wodurch die rötliche Farbe der Warzen zustandekommt. Die großen hell-orange gefärbten Warzen, die an den Blattkanten in Reihen angeordnet und sonst am Kopf der Blätter unregelmäßig zerstreut zwischen kleineren und viel zahlreicheren rötlich-graugrünen Warzen vorkommen, treten durch ihre Größe und helle Farbe schon bei jüngeren Blättern auffallend hervor, während die kleineren hier noch rein grün sind. Der helle Farbton der großen Warzen wird dadurch bedingt, daß unter diesen in den Mesophyllzellen Chlorophyllkörner fehlen oder nur in geringer Menge vorkommen, und daß hier besonders reichlich Interzellularen auftreten, deren Wirkung auf die Farbe der Blattoberfläche ich bei der Besprechung von *Lithops Lesliei* (S. 138) erwähnt habe. Wie bei den anderen Arten, die auf den Blättern Warzen tragen, liegen unter den Warzen Riesenzellen, die unter den hellfarbigen großen meist in Vier-, seltener Dreizahl vorhanden sind.

Abschnitt VI.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Die Epidermiszellen der *Mesembrianthemum*-Blätter sind mehr oder weniger polymorph; ihre Gestalt wechselt in oft interessanter Weise von Ort zu Ort selbst an den Blättern einer und derselben Art. Sogar an einer und derselben Stelle eines Blattes kann ein Gemisch verschiedener Formen vorkommen.

Bei *Lithops Lesliei* sind die Epidermiszellen der Blattinnenseiten in der oberen Hälfte des Korpuskelspaltes sehr seltsam druckknopfartig gestaltet, wodurch die beiden Blätter des Korpuskels hier miteinander verzahnt sind.

2. Die Kutikula der Blattepidermis ist fast stets sehr dünn; gefältelte Kutikula kommt nur selten vor (z. B. bei *Faucaria acutipetala*).

Bei den extrem xeromorphen Mesembrianthemem, z. B. bei *Lithops* und *Conophytum*, sind die Epidermisaußenwände außerordentlich stark und eigenartig verdickt. Besonders bei den *Lithops*-Arten ist in den Epidermisaußenwänden unter der Kutikula Kutinisierung in oft seltsamen Formen ausgebildet, so z. B. in den Seitenwänden in Form kutinierter Leisten, deren Profile auf Querschnitten durch die Epidermis keil-, kreisel-, spindel- bis stäbchenförmig erscheinen, und im Zentrum jeder Epidermiszelle als Linse oder als Zapfen. Entgegen der Behauptung von Reule habe ich eine vollständige Kutinisierung der Epidermisaußenwände nirgendwo beobachten können; auch unter den in den Zellmitten zapfenartig nach unten ausgebildeten kutinisierten Schichten liegt stets noch eine Zelluloselamelle.

3. Die Epidermisaußenwände der Mesembrianthemem sind meist mit Kalziumoxalatkrystallen mehr oder minder inkrustiert. Solche Kalkinkrustationen sind besonders stark bei den extrem xeromorphen Arten vorhanden; hier erreichen die einzelnen Kristalle auch beträchtliche Größe. Bei einigen xeromorphen Arten kommen selbst große Kristalldrusen in den Epidermisaußenwänden vor, z. B. bei *Lapidaria Margaretae* und *Lithops lateritia*. Bei den weniger xeromorphen und bei den mesomorphen Arten mit mäßig verdickten Epidermisaußenmembranen findet man die Kristalle dagegen in geringerer Dichte und als mehr oder weniger feine Körner vor. Die Inkrustation der Epidermisaußen-

wände variiert an Menge und Größe der Kristalle jedoch nicht nur nach den Arten, sondern, und zwar im Zusammenhang mit der verschiedenen starken Einstrahlung des Lichtes, wesentlich auch nach der Lage der Blätter im Raum. Unter den Kristallschichten liegt um die Zellumina herum meist noch ein breiterer oder schmalerer Zellulose-saum ohne Kristalle. Selten sind Kristalle auch in den Seiten- und Innenwänden der Epidermiszellen vorhanden.

Interessanterweise kommen die Kristalle bei gewissen Arten nur lokalisiert vor, oder sie fehlen lokalisiert. Beides trägt neben fleckenweise verteilten Farbstoffen und der optischen Wirkung der wasserspeichernden Riesenzellen im Mesophyll wesentlich dazu bei, daß die Blätter marmoriert oder punktiert erscheinen. Nur bei einigen strauchigen *Mesembrianthemum*-Arten mit sehr zartwandiger Epidermis und bei einer xeromorphen Art mit ziemlich dicken Außenwänden der Epidermiszellen (*Pleiospilos Bolusii*) habe ich keine Kristallinkrustation in den Wänden beobachtet.

4. Bei den stark xeromorphen Arten kommen die Spaltöffnungen auf den Endflächen der Korpuskeln in sehr geringer Zahl vor, oder sie können hier sogar ganz fehlen.

5. Die rotbraune Farbe der Blätter bei vielen xeromorphen Mimikryarten wird durch manchmal dimorphe orangefarbige Chromoplasten in den Epidermis- und in subepidermalen Zellen, sowie durch Anthozyan meist in den letzteren Zellen oder durch beides bedingt, nicht aber durch rotbraune „Zystolithen“, wie in der Literatur, vor allem in Marloths Arbeiten, behauptet wird. Bei den *Lithops*-Arten und bei *Aloinopsis Lodewyckii* kommen orangerote Chromoplasten und rotvioletttes Anthozyan nebeneinander, bei *Conophytum* und anderen Mimikryformen dagegen nur Anthozyan vor.

Meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Dr. H. Fitting spreche ich an dieser Stelle meinen tiefempfundenen Dank für seine Anregung zu dieser Arbeit und sein stetes Interesse an meinen Untersuchungen aus. Zu großem Dank fühle ich mich auch den Assistenten des Botanischen Instituts, den Herrn Dr. Schaffstein und Dr. Borriß, für mancherlei Ratschläge verpflichtet.

Erwähnte Literatur.

- Berger, A., Mesembrianthem und Portulacaceen. Stuttgart 1908. — Brown, E. N., Tischer, A., u. Karsten, M. C., Mesembryanthema. London 1931. — Dannemann, J. F., Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklung der Mesembryanthema. Diss. Halle a./S. 1886. — Geitler, L., Über die Karotinfärbung der Laubblätter von *Adoxa* und über andre „Karotinpflanzen“. Österr. Bot. Zeitschr. **86**, S. 297 (1937). — Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1924. — Hagen, C., Untersuchungen über die Entwicklung und Anatomie der Mesembrianthem. Diss. Bonn 1873. — Heinricher, E., Histologische Differenzierungen der pflanzlichen Oberhaut. Mitt. des Naturwissensch. Vereins für Steiermark, Graz. Jg. 1886, S. 37. — Huber, J. A., Zur Morphologie der Mesembrianthem. Bot. Arch. **5**, S. 7 (1924). — Jacobsen, H., Die Sukkulente. Berlin 1933. — Linsbauer, K., Die Epidermis. Handbuch der Pflanzenanatomie. **5**, Berlin 1930. — Marloth, R., Stone-shaped plants. Journal of the South African Biological Society **6** (1929); Sonderdruck. — Ders., The Flora of South Africa. Vol. 1. Kapstadt u. London 1913. — Ders., Die Schutzmittel der Pflanzen gegen übermäßige Insolation. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **27**, S. 362 (1909). — Metzler, W., Beiträge zur vergleichenden Anatomie blattsukkulenter Pflanzen. Bot. Arch. **6**, S. 50 (1924). — Oberstein, O., Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Mesembryanthemum*. Diss. Breslau 1910. — Reule, H., Vergleichend-anatomische Untersuchungen in der Gattung *Mesembryanthemum*. Flora N. F. **31**, S. 400 (1937). — Schmid, W., Morphologische, anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Mesembryanthemum pseudotruncatellum* Berger. Beiblatt z. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. in Zürich, Nr. 8, Jahrg. **70** (1925). — Schmucker, Th., Zur Ökologie der Fensterblätter. Planta **13**, S. 1 (1931). — Solereder, H., Handbuch der Systematischen Anatomie. Stuttgart 1899. — Ders., Ergänzungsband dazu 1908. — Solms-Laubach, Graf zu, Über einige geformte Vorkommnisse oxalsaurer Kalkes in lebenden Zellmembranen. Bot. Zeitung **29**, S. 509 (1871). — Summers, F., On the occurrence of lens-cells in the epidermis of *Mesembryanthemum pseudotruncatellum*. Ann. of Botany **25**, S. 1137 (1911). — Weiß, A., Untersuchung über die Zahlen- und Größenverhältnisse der Spaltöffnungen. Jahrb. f. wiss. Bot. **4**, S. 125 (1865—1866).
-

Kurze Mitteilungen über Oenothera.

IV. Über die Beziehungen zwischen Heterogamie und Embryosackentwicklung und über diplarrhene Verbindungen.

Von O. Renner.

Mit 5 Abbildungen im Text.

Nach den ersten Untersuchungen (R. 1921) schienen die Beziehungen zwischen Isogamie-Heterogamie und Embryosackentwicklung bei den Oenotheren ziemlich klar zu liegen. Die isogam-heterozygotische *O. Lamarckiana* (♀ *gaudens, velans*; ♂ *gaudens, velans*) bildet den Embryosack, ebenso wie die homozygotische *O. Hookeri*, immer aus der obersten, der Mikropyle zugekehrten Zelle der Tetrade, während es bei der heterogamen *O. muricata* oder *syrticola* (rotnervige Varietät von Venedig, ♀ *R-rigens*, ♂ *r-curvans*) bald die oberste, bald die unterste Gone ist, die zum Embryosack auswächst. Diese Beobachtung ließ sich deuten durch die Annahme, daß 1. bei der Reduktionsteilung in der Embryosackmutterzelle sowohl der isogamen wie der heterogamen Formen der Zufall darüber entscheidet, welcher der beiden antagonistischen Komplexe gegen die Mikropyle und welcher gegen die Chalaza hin zu liegen kommt, und daß 2. bei Isogamie regelmäßig die am mikropylaren Ende der Tetrade gelegene Gone zur Embryosackbildung verwendet wird, während bei Heterogamie die Konstitution der Gone, nicht ihre Lage den Ausschlag gibt. Nur ausnahmsweise behielt bei der heterogamen *O. muricata* eine mit dem Pollenkomplex *curvans* ausgestattete Makrospore, wenn sie durch die mikropylare Lage begünstigt ist, in der Konkurrenz mit dem durch seine Konstitution bevorzugten Eizellenkomplex *rigens* die Oberhand; solche Konkurrenz kommt in dem gleichzeitigen Auswachsen der obersten und der untersten Gone, wie es nicht selten zu beobachten ist, sinnfällig zum Ausdruck.

Weitere Erfahrungen haben aber gelehrt, daß die Zusammenhänge nicht immer so einfach sein müssen. Das wesentliche Material, das vorliegt, ist in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

Tabelle I. Entstehung der Embryosäcke.

	I. Gone	IV. Gone	I. u. IV. Gone	Verfall. Tetraden
a) Dipl. Homozygoten				
1. Hookeri.....	100 %			vereinzelt
2. Lam.-blandina	100 %			
3. purpurata	± 25 %	± 25 %	± 50 %	
4. lutescens			häufig	
5. ochracea	100 %			
b) Heteroz., ♀ ditypisch				
6. Lamarckiana	± 100 %	?	?	± 50 %
7. grandiflora	61 %	9 %	30 %	selten
8. argillicola	37 %	17 %	46 %	
9. biennis-München ..	vereinzelt	vereinzelt	meistens	> 50 %
10. r-biennis.....	oft	weniger	selten	> 50 %
11. suaveolens	kommt vor	kommt vor	meistens	± 25 %
12. rigiacuta	24—38 %	—	62—76 %	
c) Heteroz., ♀ ± monotyp.				
13. ammophila	78—88 %	12—22 %		60—66 %
14. atrovirens	74—83 %	17—26 %		19 %
15. biennis-cruciata...	50 %	50 %		> 50 %
16. biennis-sulfurea ...	+	+		kommen vor
17. parviflora	± 50 %	± 50 %	selten	
18. r-muricata	76—87 %	13—24 %	hin u. wieder	25 %
19. R-muricata	+	+	meistens	viele
20. Hookeri-albata....	74 %	26 %		5 %
21. pictirubata	meist	kommt vor	nicht selten	viele
22. rubivelutina	89 %	11 %	—	13 %
23. truncicurva	87 %	13 %		
d) Amphidiploide				
24. Lamarck-gigas	100 %			
25. albivelut.-gigas	meist		nicht selten	sehr viele
26. albipercurva-gigas..	meist		nicht selten	kommen vor
27. pictirubata-gigas ...	meist		nicht selten	kommen vor

Nachweise zu den Angaben der Tabelle.

1. Renner 1921, S. 612. — 2. Neu. — 3. Rudloff 1929, S. 215. — 4. Hoepfener u. R., S. 68. — 5. Gerhard, S. 312. — 6. Geerts, S. 139, 177; Renner 1917, S. 132; Renner 1921, S. 612; Beth fand öfters Zwillingsembryosäcke, konnte aber nicht sicher entscheiden, ob sie aus einer oder aus zwei Tetraden entstanden waren (S. 320), und vielleicht sah er auch Fälle, in denen nur die unterste Gone die Makrospore geliefert hatte (S. 321). — 7. Gerhard, S. 315. — 8. Mickan, S. 10. — 9. und 10. Rudloff 1931, S. 428. — 11. Renner 1917, S. 134; Hoepfener u. R., S. 67. — 12. Gerhard, S. 319. — 13., 14., 15. Rudloff 1931, S. 426 f. — 16. Neu. — 17. Rudloff 1930, S. 516; die Art ist dort als *O. pachycarpa* bezeichnet. — 18. Rudloff 1931, S. 426. — 19. Renner 1921, S. 613; Rudloff u. Schmidt, S. 145. — 20. Hoepfener u. R., S. 61; Langendorf, S. 493. — 21. Neu. *O. (atrovirens × biennis) pictirubata* hat nicht immer so viele aktive *rubens*-Embryosäcke wie bei R. 1937 b, S. 117, Nr. 977 mitgeteilt ist; meist herrscht *pingens* viel stärker vor. — 22. Langendorf, S. 493. — 23. Gerhard, S. 315. — 24. Hoepfener u. R., S. 30. — 25. Neu. — 26. Neu. Die Mp *albipercurva-gigas* ist eigentlich eine *albicans*-Mp *Perc-flavens* in der amphidiploiden Form; vgl. Renner 1933, S. 125. — 27. Renner 1939, S. 223.

Nach den mitgeteilten Daten ist als bemerkenswert festzustellen:

1. Auswachsen der untersten statt der obersten Gone und selbst Bildung zweier Embryosäcke, also ausgeprägte Gononkonkurrenz, kommt auch bei homozygotischen Formen vor und ebenso bei Amphidiploiden, die den Homozygoten gleichgestellt werden dürfen. 2. Ausgesprochene Bevorzugung der mikropylaren Gone kommt auch bei ausgesprochen heterogamen Formen vor (*O. ammophila*, *atrovirens*, *r-muricata*; *Hookeri-albata*, *truncivurva*).

Die erste Erfahrung weist darauf hin, daß die im Grunde anomale Tendenz der Onagraceen, den Embryosack aus der mikropylaren statt aus der chalazalen Makrospore hervorzubringen, schon bei homozygotischen Typen von *Oenothera-Onagra* nicht so entschieden ist wie es z. B. bei *Epilobium* (Werner 1914, S. 2; Täckholm 1915, S. 307; eigene Beobachtungen an *Epilobium angustifolium* stimmen damit überein) und auch bei *Eu-Oenothera* (Werner, S. 8f.; Schwemmle 1938, S. 373; Weidner-Rauh, S. 428) der Fall zu sein scheint, sondern einigermaßen labil wie bei *Jussiaea* (Täckholm, S. 295). Daraus würde es besonders leicht erklärlich, daß bei komplexheterozygotischen *Onagra*-Sippen die Konstitution einer Makrospore für ihre Entwicklungsaussicht mehr bedeuten kann als ihre Lage, daß also Heterogamie auf dem Weg der Konkurrenz — im weitesten Sinn, nicht notwendig unter augenfälligen Konkurrenzerscheinungen — zustande kommen kann.

Die zweite Erfahrung führt aber, wie schon öfter hervorgehoben worden ist (z. B. R. 1929, S. 47; Hoepfener u. R. 1929, S. 62; Langendorf 1930, S. 493; Rudloff 1931, S. 432) zu der Vermutung, daß Heterogamie im weiblichen Geschlecht nicht notwendig auf Gononkonkurrenz beruhen muß, sondern auch durch Polarisierung der Metaphase-Anaphasefigur in der Meiose der Embryosackmutterzelle hervorgerufen werden kann. Der Schluß ist nur dann zulässig, wenn bei strenger Heterogamie weniger als 50% der Samenanlagen untauglich befunden werden. Würde die Hälfte der Makrosporentetraden verworfen, so könnte die Verteilung der antagonistischen Komplexe wie bei Isogamie nach dem Zufall erfolgen, aber der konstitutionell benachteiligte Komplex von der Embryosackbildung ausgeschlossen werden, ohne daß der genotypisch im Vorteil befindliche Partner bei ungünstiger, d. h. chalazaler Lage zum Zug käme. Bei *O. ammophila*, die nach Rudloff (1931, S. 426) 60—66% sterile Samenanlagen besitzt, muß mit dieser Möglichkeit gerechnet werden¹⁾. Dagegen haben *O. atrovirens*

1) Von den homozygotischen *Eu-Oenotheren* hat *O. argentea* so gut wie keine, *O. longiflora* 10—20% sterile Samenanlagen (Weidner-Rauh, S. 454, 455). Auch

und *O. (biennis* \times *Hookeri)* *albata* so wenige verfallende Tetraden (vgl. die Tabelle), daß die Annahme einer Polarisierung der Reduktionsteilungsspindel nicht zu umgehen ist, solange nicht ein neues Moment für die Deutung der Zahlenverhältnisse gefunden ist.

Daß die Embryosackmutterzelle, mit ihrer Lage in der Längsachse des eindeutig polarisierten Nucellus, polarisiert sein kann, ist nicht zu bezweifeln; die Polarisierung der Gonentettrade wird mit der Bildung des einen Embryosackes im Normalfall ja offenkundig. Wo nun die Chromosomen in der ersten Metaphase der Meiose einen Zickzackring von 14 oder wenigstens von 12 Gliedern bilden, könnte dieses Raumgebilde ganz wohl die Neigung haben, die beiden jeweils eine funktionelle Einheit bildenden Hälften von je 7 bzw. 6 Gliedern nicht rein zufallsmäßig, sondern in einer bevorzugten Beziehung zu den Polen der Zelle zu orientieren. Ganz streng dürfte nach den entwicklungsgeschichtlichen und züchterischen Befunden die Polarisierung freilich nirgends sein. Sie wäre es z. B. bei *O. atrovirens* dann, wenn den rund 20% Samenanlagen, in denen die chalazale Gone den Embryosack liefert, auch 20% aktive *flectens*-Embryosäcke entsprächen; in diesem Fall dürften wir annehmen, daß *flectens* immer zum Chalaza-, *pingens* immer zum Mikropyle-Pol wandert, und daß die untere Makrospore, als *flectens*-Embryosack, zur Entwicklung käme, wenn die oben gelegene *pingens*-Gone irgendwie gehemmt würde. Aber die *flectens*-Eizellen machen, nach dem züchterischen Befund zu urteilen, nur etwa 1% aus, nicht 20. Deshalb ist es wahrscheinlicher, daß auch die chalazalen Embryosäcke *pingens* darstellen, daß also *pingens* in etwa 80% der Meiosen zur Mikropyle und in etwa 20% zur Chalaza geht, und daß bei dem zweiten, selteneren Modus der Verteilung die durch die mikropylare Lage begünstigte *flectens*-Gone hin und wieder, doch selten genug, den Embryosack liefern darf; von dieser sehr geringen Aktivität von *flectens* wird noch die Rede sein.

Fehlen dürfte die Polarisierung bei *O. biennis*. Die Diakinese zeigt einen Ring von 8 und einen von 6 Gliedern, und die Sterilisierung von über 50% der Samenanlagen (Rudloff 1931, S. 426) ist wohl so zu deuten, daß nicht nur Sporen mit 7 *albicans*- und mit 7 *rubens*-Chromosomen entstehen, sondern auch solche mit Mischkombinationen, also mit 4 *albicans*- und 3 *rubens*-Elementen und um-

die aus *O. Lamarckiana* entstandene homozygotische Mutante *blandina* von de Vries ist nicht frei davon, und vermutlich kommen auch sonst bei Homozygoten gelegentliche Störungen der Makrosporenentwicklung vor, wenn auch wohl nicht so oft wie im Pollen.

gekehrt¹⁾. Wenn hier Polaritätswirkungen eine wesentliche Rolle spielten, sollten diese, möchte man meinen, auch in dem Vereintbleiben der *rubens*-Chromosomen einerseits und der *albicans*-Elemente andererseits zum Ausdruck kommen. Tatsächlich fand Rudloff bei *O. biennis-cruciata*, die fast nur *albicans*-Eizellen besitzt, den Embryosack gleich häufig aus der oberen und aus der unteren Spore hervorgehen, was entschieden gegen Polarisierung spricht, und ebenso scheint sich nach eigenen orientierenden Untersuchungen *O. biennis-sulfurea* zu verhalten. Die aus dem Münchener Botanischen Garten stammende Sippe der *O. biennis* ist gegenüber allen spontan gefundenen *biennis*-Sippen dadurch ausgezeichnet, daß der *rubens*-Komplex etwa 25 % der Embryosäcke liefert (R. 1929, S. 45). Nach Rudloff (1931, S. 428) entwickeln sich hier meistens die unterste und die oberste Gone gleichzeitig zum Embryosack, die Konkurrenz zwischen den beiden Komplexen ist also sehr ausgeprägt, und die Oberhand behält nach dem züchterischen Befund *albicans* viel öfter als *rubens*. Eine aus der rotnervigen Münchener *O. biennis* abgeleitete weißnervige *r-biennis* hat sogar 43 % *rubens*-Eizellen (R. 1929, S. 45); aber hier ist die obere Gone vor der unteren bevorzugt (Rudloff 1931, S. 428), das Verhalten ist also ähnlich wie das der isogamen *O. Lamarckiana*. Die genetischen Unterschiede der verschiedenen Sippen der *O. biennis* kommen somit in der Embryosackentwicklung in durchaus verständlicher Weise zum Ausdruck.

Daß Polarisierung der Embryosackmutterzelle und Gonenkonkurrenz nebeneinander wirksam werden können, ist nicht von der Hand zu weisen. Während die weißnervige *O. muricata* (von Ulm) gewöhnlich die oberste, in 13—24 % die unterste Gone zur Embryosackbildung verwendet, wachsen bei der rotnervigen Form (von Venedig) „normalerweise“ (Rudloff und Schmidt 1932, S. 145) beide Gonen zu Embryosäcken aus. Wenn dabei doch gewöhnlich die obere Spore die Oberhand behielte, wäre Polarisierung, die in dem 14gliedrigen Ring wohl auftreten könnte, mit im Spiel; ich selber hatte die Häufigkeit des Aktivwerdens der oberen und der unteren Gone als ungefähr gleich geschätzt (1921, S. 614), und daß die untere Gone über die obere siegen kann, belegen meine Fig. 26 und 27 (S. 615). Auch bei *O. suaveolens* mit ihrem Zwölferring könnte Polarisierung vorhanden sein, während Konkurrenz in der häufigen Bildung zweier Embryosäcke in die Augen springt

1) Geerts (1909, S. 91) scheint allerdings bei der holländischen *O. biennis* weniger als 50 % sterile Samenanlagen gefunden zu haben, und Darlington u. Gairdner (1937, S. 105 b) denken an eine Koppelung der 7 *albicans*- und der 7 *rubens*-Chromosomen. Im Pollen findet auch Geerts \pm 50 % ganz leere Körner.

(Hoeppener und R. 1929, S. 67). Der überlegene Komplex ist hier der im Pollen allein aktive Komplex *flavens*, der „eigentliche“ Eizellenkomplex *albicans* liefert nur 24% der Embryosäcke (R. 1929, S. 43). Dieses Verhalten, das gegenüber dem der *O. biennis*, auch der Münchener, einigermaßen überrascht, leitet schon über zu dem noch auffälligeren der *O. (biennis × Hookeri) albata*. Dieser viel untersuchte Bastard erzeugt bei Selbstbestäubung immer fast nur *Hookeri*, ganz wenig *albata*, und auch andere Verbindungen zeigen, daß die aktiven Embryosäcke zum allergrößten Teil ^h*Hookeri*, selten *albicans* enthalten; *albicans* wird durch ^h*Hookeri* aus den Eizellen „verdrängt“. Diese Verdrängung mag zu einem Teil auf die Polarisierung der Meiose, zu einem Teil auf Gonenkonkurrenz zurückzuführen sein; die Chromosomen ordnen sich in einen einzigen Ring, und die obere Spore wächst in 74% der Samenanlagen allein aus, in den übrigen 26% entwickeln sich ungefähr gleich häufig die beiden polaren Gonen zugleich oder die unterste allein (Langendorf, S. 493).

Als drittes Moment neben ungünstiger Lagerung in dem polaren System und neben der Behinderung durch augenfällige Konkurrenz muß bei den heterogamen Formen noch eine anderswie verursachte Schwächung des im weiblichen Geschlecht wenig aktiven Genoms vorkommen. Schon das Verhalten der *O. atrovirens* weist darauf hin (vgl. oben S. 148), und besonders deutlich wird das bei der gewöhnlichen Form von *O. biennis*, die das *rubens*-Genom auch dann kaum in Konkurrenz mit *albicans* treten läßt, wenn *rubens* durch die Lage begünstigt ist. De Vries und andere Autoren haben für die weiblich-inaktiven Komplexe der heterogamen Formen einen „gynoletalen“ Faktor oder Eizellenletalfaktor postuliert. Daß wir zu dieser Annahme keinen Grund haben, ist früher auseinandergesetzt worden (R. 1929, S. 44ff.), und bei *Hookeri-albata* kann von einem solchen Letalfaktor in *albicans* schon gar nicht die Rede sein, weil *albicans* ursprünglich, in *O. biennis*, ja gerade weiblich-aktiv ist. Aber während die Verdrängung von *albicans* durch ^h*Hookeri* sich wenigstens teilweise durch die Verbindung von Polarisierung mit Konkurrenz erklären läßt, muß *rubens* in der *O. biennis* neben *albicans* an und für sich zur Erzeugung tauglicher Makrosporen fast unfähig sein¹⁾ und nur ausnahmsweise, jedenfalls unter ausnehmend günstigen Einwirkungen von seiten der Umgebung, zur Bildung eines Embryosacks angeregt werden. Die im allgemeinen hemmende Beeinflussung der *rubens*-Makrosporen durch die Umgebung ist wohl durch mangel-

1) Darlington (1937, S. 932) spricht von „a certain female-defective genetic constitution“ bei den ♀-inaktiven Komplexen.

hafte Korrelationen mit dem Soma der Verbindung *albicans* · *rubens* verursacht, und solche Hemmungswirkungen können auch sonst, wo wir Konkurrenz sehen oder Polarisierung erschließen, wie z. B. bei *albicans* · *Hookeri*, mit im Spiel sein.

Endlich ist noch mit der Möglichkeit zu rechnen, daß an der Verdrängung eines Komplexes aus den aktiven Embryosäcken selektive Befruchtung mit beteiligt ist. Schwemmlé (1938, S. 374; andere Beispiele bei Schütz 1938 und bei Haustein 1939, S. 509) hält es für wahrscheinlich, daß gewisse Komplexverbindungen bei *Eu-Oenotheren* deswegen selten sind oder ganz ausfallen, weil gewisse Samenanlagen auf gewisse Pollenschläuche schwache oder keine Anziehung ausüben. Nun ist aber die Häufigkeit, mit der z. B. in der Nachkommenschaft der *Hookeri*-*albata* die *albicans*-Verbindungen auftreten, von der Wahl des Pollens unabhängig. Wenn also die *albicans*-Samenanlagen der *Hookeri*-*albata* selbst bei vollentwickeltem Embryosack die Pollenschläuche nicht oder selten anlocken würden, wäre darin das geringste Maß von Hemmung zu sehen, das bei einer Samenanlage auftreten kann, nämlich rein funktionelle Störung ohne morphologische Begleiterscheinungen. Ob von fertig ausgebildeten Embryosäcken derartiger Sippen immer ein gewisser Prozentsatz unbefruchtet bleibt, wird sich ermitteln lassen. Bis jetzt ist davon nichts bekannt.

Experimentell prüfen läßt sich die Frage, ob ein Pollenkomplex auch ohne scharfe Konkurrenz von seiten eines weiblich-aktiven Partners bei der Embryosackbildung versagt, durch die Herstellung von Verbindungen, in denen zwei Pollenkomplexe zusammengefügt sind. Solche Kombinationen sind nicht schwer zu erhalten. Weil bekannt ist, daß *curvans* und *flectens* in der Verbindung mit *rubens* aus *O. biennis*-München häufiger weiblich-aktiv werden als in den angestammten Kombinationen *rigens* · *curvans* = *O. syrticola* und *pingens* · *flectens* = *O. atrovirens*, wurden *rubicurva* (mit *syrticola*-Plastiden) und *rubiflexa* (mit *atrovirens*-Plastiden) vorzugsweise als Mütter verwendet. So wurden hergestellt: *flectens* · *curvans* (Fig. 1) und die identische Verbindung *curvans* · *flectens*; *eflectens* · *curvans* (Fig. 2); *curvans* · *percurvans*; *flectens* · *percurvans* (Fig. 3); *eflectens* · *percurvans*.

Alle diese Verbindungen sind schwach, dünnstenglig, wohl wegen der weitgehenden Ähnlichkeit der kombinierten Komplexe. Ihr Pollen ist nicht reichlich, aber tauglich, beide Komplexe sind, wie zu erwarten, darin aktiv, auch Mischkombinationen sind beobachtet. Die Früchte aber sind immer klein und samenarm, nicht nur bei Selbstbestäubung

im Papierbeutel, sondern auch bei spontaner Bestäubung, die zu Selbstbefruchtung zu führen pflegt, weil die Antheren sich früh öffnen und die Narben bedecken. Auch bei kontrollierter Bestäubung emaskulierter Blüten mit den Pollen anderer Arten, z. B. mit dem *flavens*-Pollen der *O. suaveolens*, werden sehr wenige gute Samen gebildet. Die Öffnungsweise der völlig reifen Früchte ist ebenfalls charakteristisch: die Klappen biegen sich weiter auseinander als sonst, weil die Fruchtwand, wohl im Zusammenhang mit der



Fig. 1. *O. (rubiflexa × r-muricata) flexicurva*.
1928/120, 22. August.

geringen Samenproduktion, dünn ist (Fig. 4b).

Die Untersuchung der Fruchtknoten der *flexipercurva*, die noch verhältnismäßig gut fruchtbar ist, hat das unerwartete Ergebnis aufgeklärt. Die meisten Samenanlagen der entfaltungsreifen Blüten enthalten keinen fertigen Embryosack, sondern nur degenerierende Tetraden. Diese aus zwei Pollenkomplexen zusammengesetzten, „diplarrhenen“ (doppelt männlichen) Verbindungen sind also in geringem Maße fähig zur Erzeugung taug-

licher Makrosporen. Beide Komplexe erscheinen in der Embryosackbildung gehemmt, ohne daß einer durch die Konkurrenz des anderen bedrängt würde. Bei Selbstbestäubung werden dann noch von den tauglichen Samenanlagen diejenigen taube Samen liefern, die homozygotische Embryonen einschließen. Wenn auch nach Bestäubung mit *flavens*- oder *rubens*-Pollen, die entwicklungsfähige Zygoten bringen müßte, keine oder fast keine keimfähigen Samen auftreten, liegt das an einem weiteren Mangel der normalen Korrelationen, der somatisch bedingt ist; daß solche Störungen übrigens mit den Außenbedingungen

variieren und gelegentlich ausbleiben können, ist bei verschiedenen Verbindungen normaler Zusammensetzung des öfteren beobachtet.

Ebenso wie die geschilderten diplarrhenen Abkömmlinge der aus langer Kultur genau bekannten Arten verhalten sich einige metakline Bastarde aus den erst seit kurzer Zeit studierten Species. In der Kreuzung *O. Wienii* (= *tingens* · *undans*, Spontanbastard aus *O. rubricaulis* und *O. Bauri*) × *rubricaulis* und × *biennis* Zoppott trat neben

tingens · *rubens* = *rubri-*

caulis je ein metakliner

Bastard *undans* · *rubens*

auf (vgl. R. 1938, S. 103,

Nr. 1056 und 1057),

mit hohen schlanken

Stengeln und mit den

charakteristischen dün-

nen Früchten der di-

plarrhenen Sippen; die

eine der beiden Pflan-

zen blühte 1938 zum

zweiten Mal (Fig. 4)

und wurde dabei über

2 Meter hoch. Nach

spontaner Bestäubung

fanden sich in einer

Frucht 11—25, im Mit-

tel 15,2 Samen, davon

fast die Hälfte sehr

klein und taub. Die aller-

meisten Samenanlagen

zeigen das bekannte Bild

der nach der Reduk-

tionsteilung ohne merk-

liche Vergrößerung de-

generierenden Tetrade. Voll entwickelte Embryosäcke sind selten, bald

aus der oberen, bald aus der unteren Gone hervorgehend, wohl auch

unter Konkurrenz der polaren Gonen. Verhältnismäßig häufig finden

sich neben Samenanlagen, in die schon Pollenschläuche eingedrungen

sind, solche mit zweikernigen, gehemmten Embryosäcken. Und eine

anderwärts selten beobachtete, hier verhältnismäßig häufige Form der

Störung ist die, daß zwei oder drei oder gar alle vier Gonen sich



Fig. 2. *O. (rubiflexu* × *r-muricata*) *eflexicurva*.
1928/144, 22. August.

beträchtlich vergrößern, ohne daß eine der Gonen mehrkernig wird. — Die aus Selbstbestäubung der 2jährigen Pflanze gewonnenen Samen keimten schlecht (1939/129).

Spontan wurde ein diplarrhener Bastard zwischen *O. biennis* und *O. nova* von Jüterbog (R. 1937 a, S. 194), von der Konstitution *rubens-planans*, bei Jüterbog gefunden (R. 1938, S. 98; S. 103, Nr. 1066, 1067). Die Früchte der Wildpflanze waren sehr dünn, enthielten nur je etwa 5 ausgebildete Samen. Aus den Wildsamern ging der Muttertypus wieder

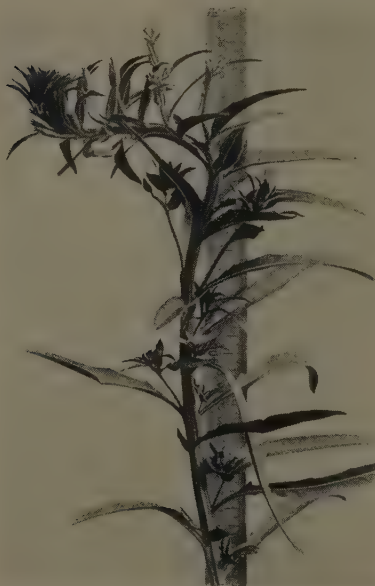


Fig. 3. *O. (rubiflexa × ammophila) flexipercurva*. 1929/55, 12. August.

nicht mehr als etwa 10 taugliche Samenanlagen enthalten. Von den 36 Samen aus der Kreuzung mit *O. suaveolens* ♂ keimten 24, von den Sämlingen waren 17 gelbe *rubiflava*, die bald starben, 7 waren grün und wuchsen zu kräftiger *planiflava* mit getupftem Stengel heran (1939/115); *rubens* ist demnach in den Embryosäcken häufiger als *planans*.

Zur Analyse des Pollens der wilden Bastardpflanze war *O. biennis* München verwendet worden. In der Nachkommenschaft trat deshalb

rein hervor (Fig. 5) — die Diakinese zeigt einen 12-Ring und ein freies Paar —, der Pollen der Wildpflanze enthielt, wie die Kreuzung mit *O. biennis* ♀ zeigte, *planans* und *rubens*. Die 32 Pflanzen dieser zweiten Generation hatten hohe dünne, teilweise einmal oder mehrmals dichotom verzweigte, bis in den November hinein blühende Stengel, ihre Samenanlagen waren größtenteils ohne Embryosack, die Früchte waren nach Selbstbestäubung wieder sehr samenarm: in 11 Früchten fanden sich je 2—9, im Durchschnitt 5,2 Samen pro Frucht. Nach Bestäubung mit dem *flavens*-Pollen der *O. suaveolens* war die Samenbildung etwas besser; in 4 Früchten wurden zusammen 36 Samen gezählt. Die Fruchtknoten dürften also gewöhnlich

neben *albicans* · *planans* (31 Pflanzen) und *albicans* · *rubens* = *biennis* (15 Pflanzen) auch *rubens* · *planans* (11 Pflanzen) auf. Der letztgenannte Typus (Fig. 5b) ähnelt der Vaterpflanze sehr, ist aber etwas kräftiger und hat vor allem dicke und samenreiche Früchte, wie die aus *O. biennis* München × *nova* von Jüterbog gewonnene *rubiplana*. Der Unterschied der Fruchtbarkeit rührt davon her, daß, wie wir

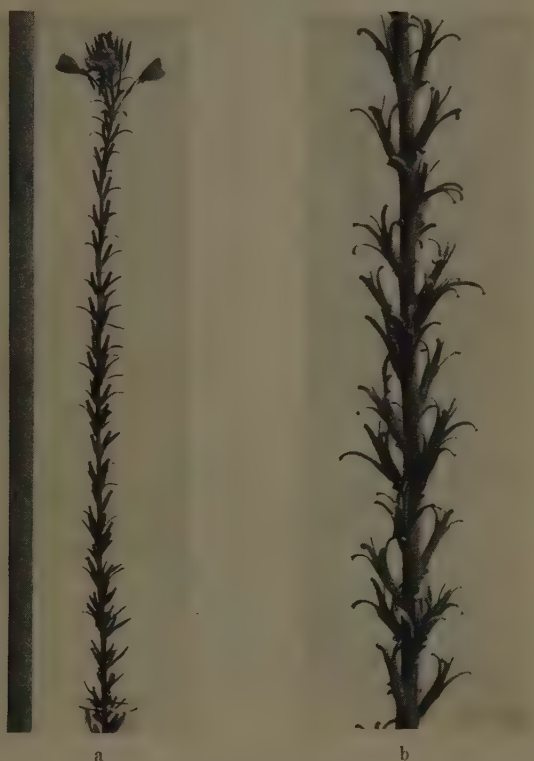


Fig. 4. *O. (Wienii* × *rubricaulis)* *undirubata*. 1937/163, 1938 zweijährig blühend.
a: 18. August. b: Oktober.

wissen, der *rubens*-Komplex der *O. biennis* München recht gut ♀-aktiv ist, im Gegensatz zu dem der spontanen *biennis*-Sippen: die Verbindung von *planans* mit *rubens* aus *O. biennis* München ist deshalb nicht diplarrhen, sondern hat *rubens* als gut tauglichen Eizellenkomplex.

In der dritten, aus Selbstbefruchtung gewonnenen Generation der spontanen *rubiplana* von Jüterbog traten überraschenderweise neben typischen dünnfrüchtigen Individuen (4 Pflanzen) auch solche mit ziemlich dicken, ziemlich samenreichen Früchten (3 Pflanzen) auf, und eine F₄-Familie (52 Pflanzen) aus einer solchen dicken Frucht war durch-



Fig. 5. a: Spontanbastard „sola von Jüterbog“, Absaat aus Wildsamen, als *O. (biennis* × *nova* von Jüterbog) *rubiplana* erkannt, dünnfrüchtig. 1937/171. b: *O. (biennis* München × *sola*) *rubiplana*, dickfrüchtig. 1937/172. 26. August.

aus dickfrüchtig. Es scheint demnach so, als ob hier mindestens einer der beiden Komplexe durch Faktorenaustausch zu besser ♀-aktivem Verhalten gelangen könnte. Da wie oben erwähnt ein freies Chromosomenpaar vorhanden ist, fehlt die Möglichkeit eines regelmäßigen Austauschs nicht. Schwer verständlich ist dann nur, daß unter den 32 aus den Wildsamen aufgezogenen F₂-Pflanzen keine dickfrüchtige war. Die

Beobachtung ist deshalb nicht unwichtig, weil sie die Entstehung des ♀-aktiven Münchener *rubens*-Komplexes auf dem Weg der Kreuzung als möglich erscheinen läßt.

Zusammenfassung.

Gonenkonkurrenz bei der Embryosackbildung und Entstehung zweier Embryosäcke aus den beiden polaren Gonen kommt auch bei homozygotischen und amphidiploiden *Önotheren* vor, muß also nicht notwendig Ausdruck verschiedener Konstitution der polaren Gonen sein.

Die Heterogamie im weiblichen Geschlecht muß nicht immer durch Gonenkonkurrenz oder durch Polarisierung der Embryosackmutterzelle verursacht sein, sondern kann auch auf einer konstitutionellen Schwäche des weiblich-inaktiven Komplexes beruhen, die sich auf die Bildung der Embryosäcke beschränkt und nicht auf die Pollenbildung erstreckt. Das zeigen am deutlichsten die diplarrhenen, d. h. aus zwei Pollenkomplexen zusammengesetzten, als metakline Bastarde entstandenen Verbindungen, die immer nur wenige voll ausgebildete Embryosäcke und wenige Samen erzeugen.

Die „konstitutionelle Schwäche“ auf ein einzelnes Gen zurückzuführen ist nach den experimentellen Daten nicht möglich. Die gelegentlich auftretenden aktiven Embryosäcke mit dem sonst ♀-inaktiven Komplex sind als modifikative Plusvarianten aufzufassen, und die gewöhnlich bestehende Hemmung kommt wohl durch ungünstige Korrelationen mit dem Nuzellusgewebe oder mit der durch ihre günstigere Konstitution geförderten Gone zustande.

Zitierte Literatur.

Beth, Untersuchungen über die Auslösung von Adventivembryonie durch Wundreiz. *Planta* **28**, 296—343 (1938). — Darlington, Interaction between cell nucleus and cytoplasm. *Nature* **140**, 932 (1937). — Ders. and Gairdner, The variation system in *Campanula persicifolia*. *Journ. of Gen.* **35**, 97—128 (1937). — Geerts, Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. *Rec. Trav. Bot. Néerland.* **5**, 91—206 (1909). — Gerhard, Genetische Untersuchungen an *Oenothera grandiflora* Ait. *Jenaische Zsch. f. Naturw.* **64**, 283—338 (1929). — Hausteine, Die Analyse der *Oenothera brachycephala*. *Z. f. A. u. V.* **76**, 477—511 (1939). — Hoepfner und Renner, Genetische und zytologische *Oenotheren*studien. II. *Botan. Abhandl.* herausgeg. v. Goebel, H. 15 (1929). — Langendorf, Zur Kenntnis der Genetik und Entwicklungsgeschichte von *Oenothera fallax*, *rubrigida* und *Hookeri-albata*. *Bot. Archiv* **29**, 474—530 (1930). — Mickan, Zur Kenntnis der *Oenothera argillicola*. *Flora* **130**, 1—20 (1935). — Renner, Versuche über die gametische Konstitution der *Oenotheren*. *Z. f. A. u. V.* **18**, 121—194 (1917). — Ders., Heterogamie im weiblichen Geschlecht und Embryosackentwicklung bei den *Oenotheren*.

Zschr. f. Bot. **13**, 609—621 (1921). — Ders., Artbastarde bei Pflanzen. Handb. d. Vererbungswissenschaft Bd. 2, Berlin 1929. — Ders., Zur Kenntnis der gigas- und hemigigas-Typen bei *Oenothera*. Flora **128**, 123—144 (1933). — Ders., Wilde *Oenotheren* in Norddeutschland. Flora **131**, 182—226 (1937a). — Ders., Über *Oenothera atrovirens* Sh. et Bartl. und über somatische Konversion im Erbgang des cruciata-Merkmals der *Oenotheren*. Z. f. A. u. V. **74**, 91—124 (1937). — Ders., Alte und neue *Oenotheren* in Norddeutschland. Feddes Repertorium, Beiheft C (Bornmüller-Festschrift), 94—105 (1938). — Ders., Kurze Mitteilungen über *Oenothera*. III. Über gigas- und hemigigas-Formen und ihre Verwendung zur Untersuchung des cruciata-Merkmals. Flora **133**, 215—238 (1939). — Rudloff, Zur Kenntnis der *Oenothera purpurata* Kleb. und *O. rubricaulis* Kleb. Z. f. A. u. V. **52**, 191—235 (1929). — Ders., *Oenothera pachycarpa* Renner. Genetische und zytologische Untersuchungen. Gartenbauwissenschaft **3**, 499—526 (1930). — Ders., Zur Polarisation in der Reduktionsteilung heterogamer *Oenotheren*. 1. Z. f. A. u. V. **58**, 422—433 (1931), 2. Ebenda **65**, 147—179 (1933). — Ders. und Schmidt, Untersuchungen über den Einfluß ungünstiger Witterungsverhältnisse auf die Reduktionsteilung und die Embryosackentwicklung bei verschiedenen *Oenotheren*. Planta **18**, 104—167 (1932). — Schütz, Genetische und zytologische Untersuchungen an Eu-*Oenotheren*. Selektive Befruchtung bei der Komplexheterozygote *Oe. Berteriana*. Z. f. Bot. **33**, 481—525 (1939). — Schwemmle, Genetische und zytologische Untersuchungen an Eu-*Oenotheren*. Teil I—VI. Z. f. A. u. V. **75**, 358—800 (1939). — Täckholm, Beobachtungen über die Samenentwicklung einiger *Onagraceen*. Svensk Bot. Tidskr. **9**, 294—361 (1915). — Weidner-Rauh, Untersuchungen über die partielle Sterilität der *Oenotheren*: Das Pulver der Eu-*Oenotheren*. Z. f. A. u. V. **76**, 422—486 (1939). — Werner, Zur Oekologie atypischer Samenanlagen. Beih. Bot. Cbl. Abt. I, **32**, 1—14 (1914/15).

Zur Frage der Stoffaufnahme durch die lebende pflanzliche Zelle.

II. Die Aufnahme basischer Farbstoffe und das Permeabilitätsproblem.

Von **Horst Drawert**¹⁾.

(Aus der Botanischen Anstalt der Universität Jena.)

Mit 5 Abbildungen im Text.

In einer früheren Arbeit (Drawert 1938b) betonte ich, daß, ehe man aus Vitalfärbungsversuchen einwandfreie Schlüsse über die Permeabilitätsverhältnisse des Protoplasten ziehen kann, die chemischen und physikalischen Eigenschaften des benutzten Farbstoffes sowie die den Färbungsvorgang beeinflussenden inneren und äußeren Faktoren genau analysiert werden müssen. Für die Farbstoffe Prune pure, Rhodamin 6 G, B, 3 B und S habe ich bereits die erforderlichen Analysen durchgeführt (Drawert 1938b und 1939). Die Aufnahme dieser Farbstoffe wurde durch die Dissoziationsverhältnisse des betreffenden Farbstoffes und den Gehalt des Zellinnern an farbstoffspeichernden Substanzen, in erster Linie wohl an freien Fettsäuren, bestimmt. Die an freien Fettsäuren arme lebende Zelle speicherte ebenso wie die neutralen hydrophoben organischen Lösungsmittel die Farbstoffe nur als elektrisch neutrales Molekül wohl der Farbbase. Sobald der Zellsaft aber reicher an freien Fettsäuren war, nahmen die Zellen entsprechend den Modellversuchen mit Ölsäure wahrscheinlich auch Moleküle des Farbsalzes auf.

Als ausschlaggebend für die Farbstoffaufnahme erwies sich der durch die Lösungs- und Speichereigenschaften des Zellinnern und des Außenmediums bedingte Verteilungskoeffizient des Farbstoffes. Der Plasmagrenzflächenpermeabilität scheint also für die Aufnahme basischer Farbstoffe nicht die allein maßgebende Rolle zuzukommen, die ihr bis jetzt zugeschrieben worden ist (vgl. aber Bünning 1936). Der für die Stoffaufnahme in das Protoplasma im allgemeinen als Grundgesetz geltende Satz Pfeffers (1877, S. 235): „Über Aufnahme oder Nichtaufnahme eines gelösten Körpers in das Protoplasma entscheidet eine peripherische Schicht dieses, die Plasmamembran, welche

1) Habilitationsschrift der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Jena.

sicher überall da gebildet wird, wo Protoplasma an eine andere wässrige Flüssigkeit stößt“, trifft nach meinen mit Prune pure und den Rhodaminen erhaltenen Versuchsergebnissen für die Aufnahme der basischen Farbstoffe in das Protoplasma sowie auch in die Vakuole wohl kaum zu.

Da diese Erscheinung nicht nur für die Aufnahme basischer Farbstoffe, sondern für die gesamte Stoffaufnahme durch die lebende pflanzliche Zelle von Bedeutung sein kann, war es notwendig nachzuprüfen, ob die für Prune pure und die Rhodamine gefundenen Tatsachen sich auf alle basischen Farbstoffe verallgemeinern lassen. Es ist also Aufgabe der vorliegenden Arbeit, den Einfluß der verschiedensten Faktoren auf die Aufnahme basischer Farbstoffe durch die lebende pflanzliche Zelle zu untersuchen, und aus den erhaltenen Ergebnissen soll versucht werden, die Permeabilitätsverhältnisse des Protoplasten für basische Farbstoffe zu klären. Einschließlich des Prune pure und der Rhodamine wurden, sofern nicht anders vermerkt, die Chloride von 40 basischen Farbstoffen verschiedenster chemischer Konstitution geprüft (s. Tab. 1).

Tabelle 1. Liste der untersuchten basischen Farbstoffe nach Verwandtschaften geordnet. Hinter den einzelnen Farbstoffen sind in Klammern die Bezugsfirmen angegeben.

I. Azofarbstoffe.

1. Chrysoidin (Grübler).
2. Diazinigrün (Hollborn).
3. Janusgrün (Hollborn).
4. Variaminblausalz B (I.G.).
5. Vesuvium (= Bismarckbraun) (I.G.).

c) Xanthonfarbstoffe.

1. Pyronin (Hollborn).
2. Rhodamin 6G (I.G.).
3. Rhodamin B (Merck).
4. Rhodamin 3B (Hollborn).
5. Rhodamin S (I.G.).

II. Carboniumfarbstoffe.

a) Auramine.

1. Auramin O (I.G.).

b) Triphenylmethanfarbstoffe.

1. Aethylviolett (I.G.).
2. Anilinblau (Grübler).
3. Anilinfuchsin (?).
4. Anilingrün (Grübler).
5. Brillantgrün (Hollborn).
6. Dahlia (Grübler).
7. Fuchsin (Merck).
8. Gentianaviolett (Grübler).
9. Jodgrün (?).
10. Kristallviolett (Hollborn).
11. Malachitgrün (Merck).
12. Methylgrün (Grübler).
13. Methylviolett (Grübler).
14. Rosanilin (Hollborn).
15. Viktoriablaue (Hollborn).

III. Azinfarbstoffe.

1. Echtneublaue (I.G.).
2. Indophenol (Hollborn).
3. Mauvein (Merck).
4. Neutralrot (Merck).
5. Safranin B extra (I.G.).

IV. Oxazinfarbstoffe.

1. Brillantkresylblau (Hollborn).
2. Cresylechtviolett (Merck).
3. Nilblausulfat (Grübler).
4. Prune pure (Hollborn).

V. Thiazinfarbstoffe.

1. Azur I (Grübler).
2. Thionin pur. (Merck).
3. Thioninblau GO (I.G.).
4. Toluidinblau (Merck).

VI. Acridinfarbstoffe.

1. Acridingelb (Hollborn).

Gelbe Farbstoffe kamen ihrer schlechten Sichtbarkeit wegen außer einigen Ausnahmen nicht zur Anwendung.

1. Der Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration

- a) auf die Wanderung der Farbstoffe im elektrischen Feld;**
- b) auf ihre Löslichkeit in organischen Lösungsmitteln und**
- c) auf ihre Aufnahme durch die lebende gerbstofffreie und gerbstoff-führende Pflanzenzelle.**

Da die elektrische Ladung der Farbstoffe für die Löslichkeit in organischen Flüssigkeiten und für ihre Aufnahme durch die lebende pflanzliche Zelle eine große Rolle spielt (Drawert 1938 b und 1939), prüfte ich zunächst den Wanderungssinn der Farbstoffe in verdünnten Phosphatpufferlösungen. Konzentration und Mischungsverhältnisse der einzelnen Pufferlösungen s. Drawert 1937 a, S. 92, Tab. 2, und 1938 b, S. 182. Sofern bei den einzelnen Farbstoffen nichts anderes erwähnt wird, betrug die Farbstoffkonzentration 1:10 000 ($= 0,01\%$). Der Ladungssinn der Farbstoffteilchen wurde mit der früher beschriebenen Apparatur (Drawert 1938 b, S. 190, 191) bestimmt.

Für die Farbstoffe Prune pure, Rhodamin 6 G, B, 3 B und S stellte ich eine Parallele zwischen der Löslichkeit in neutralen organischen Flüssigkeiten und der Wanderung des Farbstoffes im elektrischen Feld fest. Nur in dem pH-Bereich, in dem keine Wanderung der Farbstoffe zu beobachten war, konnten sie mit neutralen hydrophoben organischen Lösungsmitteln quantitativ aus der wässrigen Phase ausgeschüttelt werden. Eine Ausnahme machte die Ölsäure, bzw. neutrale organische Lösungsmittel, denen freie Ölsäure hinzugefügt war. In diesem Fall ließen sich die Farbstoffe zum Teil aus Puffergemischen quantitativ ausschütteln, bei deren Wasserstoffionenkonzentration (C_H) auch eine Wanderung der Farbstoffteilchen im elektrischen Feld stattfand (vgl. Drawert 1939). Für den basischen Farbstoff Berberinsulfat bestätigte Strugger (1939 a) diese Besonderheit der Ölsäure.

Ich prüfte nun, ob diese Befunde für die basischen Farbstoffe allgemein zutreffen. Als organische Ausschüttelungsflüssigkeiten kamen in erster Linie Toluol, Chloroform und Toluol (bzw. Olivenöl) + Ölsäure (im Verhältnis 1:1) zur Anwendung. Die Farbstofflösungen wurden in Reagenzgläsern mit der gleichen Menge organischer Flüssigkeit versetzt, gut durchgeschüttelt und die Trennung der beiden Phasen abgewartet. Bei den benutzten Lösungsmitteln (außer Olivenöl + Ölsäure) waren nach einer Stunde beide Phasen wieder vollkommen getrennt. Vor allem bei der Verwendung von Toluol empfiehlt es sich, bald nach dem Ausschütteln zu protokollieren, da viele in Toluol gelösten Farbstoffe nach einiger Zeit ihren anfänglichen Farbton ändern, bzw. ganz farblos werden.

Zur Prüfung des Verhaltens der lebenden Pflanzenzelle dienten als gerbstofffreie Versuchsobjekte wie in meinen früheren Untersuchungen die Ober- und Unterepidermen der zweiten oder dritten Zwiebelschuppe (von außen gezählt) von *Allium cepa*. Mit einer Anzahl von Farbstoffen wurde auch an Flächenschnitten der Blätter (Unterseite) von *Sempervivum holochrysum* der Einfluß von Gerbstoffen auf die Farbstoffaufnahme geprüft.

Über die Präparation der Zwiebelepidermen s. Drawert 1938 b, S. 182. Die Flächenschnitte von *Sempervivum* wurden möglichst dick, da es ja vor allem auf das Schwammparenchym (Gerbstoffhorizont) ankam, mit einem scharfen Rasiermesser hergestellt und darauf unter der Wasserstrahlpumpe zur Verdrängung der Luft mit Leitungswasser infiltriert. Die so vorbereiteten Schnitte kamen dann für 30—45 Minuten in die Farbstofflösungen. Auf die Zwiebelepidermen wirkten die Farbstofflösungen nur 10—20 Minuten ein.

In den folgenden Versuchsprotokollauszügen werden der besseren Übersicht halber die Farbstoffe nicht ihrer chemischen Verwandtschaft nach, sondern alphabetisch aufgeführt.

Die Abkürzungen bedeuten: O.E. = Oberepidermis und U.E. = Unterepidermis der Zwiebelschuppen von *Allium cepa*, Semp. = Flächenschnitte der Blätter von *Sempervivum holochrysum*, G.H. = Gerbstoffhorizont, N.Z. = Nebenzellen der Spaltöffnungen.

1. Aethylviolett (II, b, 1)¹⁾.

Farbton: Bei pH 2 grün, pH 3 blau, pH 4—11 violett, pH 11,5 trübblau, Farbe bleicht allmählich aus.

Wanderung: pH 2—5,5 ausgeprägt zur Kathode; pH 5,5—7,5 nicht mehr so ausgeprägt; über pH 8 keine Wanderung mehr.

Löslichkeit: Chloroform: von pH 2—11,5 quantitativ löslich.

Olivenöl + Ölsäure (3:1): pH 2 zum kleineren, pH 3 zum größeren Teil, pH 5—11,5 meist quantitativ löslich.

Vitalfärbung: Der Farbstoff erwies sich als sehr giftig. Nach 10 Minuten waren in einer Farbstofflösung 1:10 000 bei allen untersuchten pH-Werten die Zwiebelepidermen tot. Auch in den Konzentrationen 1:100 000 und 1:1 000 000 wirkt der Farbstoff noch so giftig, daß er für Vitalfärbungen unbrauchbar ist.

2. Acridingelb (VI, 1).

Farbton: Bei allen pH-Werten gelb.

Wanderung: Von pH 2—8,5 ausgeprägt zur Kathode; über pH 9 keine Wanderung mehr.

Löslichkeit: Toluol: pH 2—7 gar nicht, pH 8—9 ganz schwach, pH 10,5 fast quantitativ, pH 11,5 quantitativ mit gelbem Farbton löslich.

1) Bezieht sich auf die Farbstoffgruppen in Tabelle 1 auf S. 160.

Toluol + Ölsäure: pH 2 etwas, pH 3—6 der größere Teil, pH 7—11,5 quantitativ mit gelbem Farbton löslich.

Vitalfärbung: O.E. pH 2 praktisch alles farblos; pH 3—8 gute Membranfärbung; pH 7,5—11,5 Plasma- und Kernfärbung z. T. starke Vakuolenkontraktion, Plasmaströmung. U.E. pH 2 farblos; pH 3—8 Membranen gefärbt. Vakuolenfärbung ist erst bei pH 11,5 deutlich. Ob auch bei den niedrigeren pH-Werten Vakuolenfärbung auftritt, läßt sich schwer entscheiden, da der Zellsaft der U.E. von Natur aus einen gelblichen Farbton besitzt.

Semp. Von pH 2—9 läßt sich schwer entscheiden, was gefärbt ist. Von pH 10—11,5 aber ausgeprägte Farbstoffkrümel in den Vakuolen der Zellen des G.H.

3. Anilinblau (II, b, 2).

Farbton: Bei allen pH-Werten blau.

Wanderung: pH 2—10 eindeutig zur Kathode. Auch bei pH 11 ist die Kathode noch immer etwas bevorzugt.

Löslichkeit: Toluol: pH 2—8 gar nicht, pH 9—10,5 etwas mit karminrotem Farbton löslich; pH 11,5 Verteilung zwischen beiden Phasen ungefähr 1:1.

Chloroform: pH 2—7 gar nicht, pH 8,5—11,5 zum größten Teil mit blauem Farbton löslich.

Toluol + Ölsäure: pH 2 gar nicht, pH 3—5 etwas, pH 7—11,5 quantitativ mit blauem Farbton löslich.

Vitalfärbung: O.E. und U.E. pH 2 farblos; pH 3—9 reine Membranfärbung; pH 10—11 Membranen und Vakuolen gefärbt; pH 11,5 lebende Zellen reine Vakuolenfärbung, in der O.E. zum Teil mit Tropfenbildung. In toten Zellen sind die Membranen auch bei pH 11,5 gefärbt.

Semp. pH 2 alles tot, G.H. und N.Z. stark diffus gefärbt; pH 3—8 reine Membranfärbung; pH 9 Membranfärbung schwächer, in den Vakuolen des G.H. und der N.Z. Farbstoffkrümel, Palisadenzellen diffuse Vakuolenfärbung; pH 10—11,5 wie bei pH 9, nur keine Membranfärbung mehr.

4. Anilinfuchsin (II, b, 3).

Farbton: pH 2—9 rot und pH 9,5—11,5 rosa.

Wanderung: pH 2—7 eindeutig zur Kathode; pH 7,5—9,5 ausgeprägt zur Anode; pH 9,5—11,5 nicht mehr eindeutig, aber Anode noch immer schwach bevorzugt. Das Anilinfuchsin gehört demnach zu den unladbaren Farbstoffen.

Löslichkeit: Toluol: pH 2—9 gar nicht, pH 10 etwas, pH 11,5 quantitativ unter Farbverlust löslich.

Chloroform: pH 2—8 gar nicht, pH 8,5 etwas, pH 10—11,5 quantitativ mit gelbrotem Farbton löslich.

Toluol + Ölsäure: pH 2 etwas, pH 3—7 zum kleineren Teil, pH 7—11,5 zum größeren Teil löslich.

Vitalfärbung: O.E. und U.E. pH 2 farblos; pH 3—9 reine Membranfärbung; pH 10—11,5 reine Vakuolenfärbung zum Teil Tropfenbildung, in der O.E. mit Vakuolenkontraktion.

5. Anilingrün (II, b, 4).

Farbton: pH 2 farblos; pH 3—4 klare, grüne Lösung; pH 5—10 grün, es tritt aber bald eine milchige Trübung auf, die mit abnehmender C_H immer stärker wird. pH 11,5 Lösung ist weißmilchig.

Wanderung: pH 2—5 ausgeprägt zur Kathode; pH 7—11,5 dagegen rein anodische Wanderung. Die als Elektroden dienenden Filtrierpapierstreifen sind auch in den farblosen, bzw. weißmilchigen Farblösungen an der Kathode, bzw. Anode grün gefärbt. Häufig tritt die Grünfärbung aber erst beim Trocknen der Filtrierpapierstreifen an der Luft ein. Anilingrün ist ein umladbarer Farbstoff.

Vitalfärbung: O.E. und U.E. pH 2 farblos; pH 3 O.E. schwache Membran-, Kern- und Cytoplasmafärbung, U.E. reine Vakuolenfärbung; pH 5—9 O.E. reine Kern- und Cytoplasmafärbung, U.E. reine Vakuolenfärbung; pH 10,5 wie vorher, aber bedeutend schwächer; pH 11,5 alles farblos. Farbstoff ist sehr giftig.

6. Auramin O (II, a, 1).

Farbton: Bei allen pH-Werten gelborange.

Wanderung: pH 2—8 eindeutig zur Kathode; pH 10—11,5 keine Wanderung mehr.

Löslichkeit: Toluol: pH 2 gar nicht, pH 3—9 etwas, pH 10,5 zum kleineren Teil, pH 11,5 zum größeren Teil löslich.

Chloroform: pH 2 etwas, pH 3—5 gar nicht, pH 7 etwas, pH 8,5 im Verhältnis 1:1, pH 10—11,5 zum größeren Teil löslich. Die schwache Löslichkeit mancher Farbstoffe in Chloroform bei pH 2 der Farblösung ist wohl dadurch bedingt, daß Chloroform im Gegensatz zu Toluol etwas Wasser und damit auch Salzsäure, die ja in der stark sauren Pufferlösung mit pH 2 enthalten ist (vgl. Drawert 1937 a, S. 92, Tab. 2), aufnimmt.

Toluol + Ölsäure: pH 2 etwas, pH 3—5 zum größeren Teil, pH 6,5—11,5 quantitativ löslich.

Vitalfärbung: Benutzte Konzentration: 1:2000. Farbstoff ist stark giftig, führt zu keinen einwandfreien Ergebnissen. O.E. und U.E. pH 2 farblos; pH 3—9 Membranen gefärbt; pH 10—11,5 Vakuolen, Plasma und Kerne gefärbt, Zellen sind aber am Absterben.

7. Azur I (V, 1).

Farbton: Bei allen pH-Werten blau.

Wanderung: pH 2—9,5 eindeutig zur Kathode; pH 10,5 noch schwache Bevorzugung der Kathode; pH 11,5 keine Wanderung mehr.

Löslichkeit: Toluol: pH 2—8 gar nicht, pH 9—10 etwas mit hellrotem (rosa) Farbton, pH 11,5 der größere Teil mit karminrotem Farbton löslich.

Chloroform: pH 2—6 gar nicht, pH 7—8 etwas mit weinrotem Farbton, pH 9,5 im Verhältnis 1:1, pH 10,5 der größere Teil, pH 11,5 quantitativ mit violetterm Farbton löslich.

Toluol + Ölsäure: pH 2 gar nicht, pH 3 etwas, pH 5 der kleinere Teile pH 7—11,5 quantitativ mit blauem Farbton löslich.

Vitalfärbung: O.E. und U.E. pH 2 farblos; pH 3—8,5 reine violett, Membranfärbung; pH 9,5 reine blaue Vakuolenfärbung, Vakuolenkontraktion, in einigen Zellen auch noch die Membranen gefärbt; pH 10,5—11,5 O.E. wie bei 9,5, U.E. grünlich-blaue Vakuolenfärbung zum Teil mit Tropfenbildung, Membranen aber immer noch mitgefärbt.

Semp. pH 2 tot, G.H. und N.Z. diffuse Inhaltsfärbung. pH 3—6 Membranfärbung; pH 7—11,5 außer der Membranfärbung, die nach der alkalischen Seite immer schwächer wird, in den Vakuolen des G.H. und der N.Z. Farbstoffkrümel.

8. Brillantgrün (II, b, 5).

Farbton: pH 2 Lösung wird bald farblos; pH 3–5 blaugrün; pH 6–10,5 blaugrün, Lösungen werden aber mit abnehmender C_H milchig-trübe; pH 11,5 milchig-weiß.

Wanderung: pH 2–5 zur Kathode; pH 6–10,5 nicht eindeutig; pH 11,5 ausgeprägt zur Anode. Brillantgrün ist im stark alkalischen Gebiet umladbar.

Löslichkeit: Toluol: pH 2–6 gar nicht, pH 7–11,5 etwas unter Farbverlust löslich.

Chloroform: pH 2–11,5 quantitativ mit grünem Farbton löslich.

Toluol + Ölsäure: pH 2–11,5 quantitativ mit grünem Farbton löslich.

Vitalfärbung: O.E. und U.E. pH 2 farblos; pH 3–11,5 O.E. Kern- und Cytoplasmafärbung mit Vakuolenkontraktion, U.E. reine Vakuolenfärbung.

Semp. pH 2–3 farblos; pH 4–10 G.H. und N.Z. diffuse Vakuolenfärbung, pH 10,5–11,5 alles farblos.

9. Brillantkresylblau (IV, 1).

Farbton: pH 2–7 blau; pH 8–11,5 violett.

Wanderung: pH 2–7 zur Kathode; pH 8–11,5 keine Wanderung mehr.

Löslichkeit: Toluol: pH 2 gar nicht, pH 3–7 zum kleineren Teil, pH 8–9 zum größeren Teil, pH 10–11,5 quantitativ mit gelbrotem Farbton löslich.

Chloroform: pH 2–3 etwas, pH 4–6 zum kleineren Teil, pH 7 zum größeren Teil, pH 8,5–11,5 quantitativ mit karminrotem Farbton löslich.

Toluol + Ölsäure: pH 2 zum kleineren Teil, pH 3 im Verhältnis 1:1, pH 5 zum größeren Teil, pH 7–11,5 quantitativ mit blauem Farbton löslich.

Vitalfärbung: O.E. und U.E. pH 2 farblos; pH 3 reine Membranfärbung; pH 5 Membranfärbung schwächer, leichte Vakuolenfärbung; pH 7 nur noch schwache Membranfärbung, gute Vakuolenfärbung; pH 8–11,5 reine Vakuolenfärbung in der O.E. mit und in der U.E. ohne Vakuolenkontraktion.

Semp. pH 2 tot, G.H. und N.Z. diffuse Inhaltsfärbung; pH 3–7 Membranen gefärbt, außerdem aber auch in den Vakuolen des G.H. und der N.Z. Farbstoffkrümel; pH 8–11,5 reine Krümel färbung.

10. Chrysoidin (I, 1).

Farbton: pH 2–5 rotorange; pH 6,5–11,5 gelb, kein plötzlicher Umschlag, sondern ein allmählicher Übergang des einen Farbtönen in den anderen.

Wanderung: pH 2–5 zur Kathode; pH 5,5–11,5 keine Wanderung mehr.

Löslichkeit: Toluol: pH 2 etwas, pH 3 im Verhältnis 1:1, pH 5–11,5 quantitativ mit rein gelbem Farbton löslich,

Chloroform: pH 2 etwas, pH 3 im Verhältnis 1:1, pH 5 der größte Teil, pH 6–11,5 quantitativ mit gelbem Farbton löslich.

Toluol + Ölsäure: pH 2 etwas, pH 3 der größte Teil, pH 5–11,5 quantitativ mit gelbrotem Farbton löslich.

Vitalfärbung: O.E. und U.E. pH 2 farblos; pH 3 O.E. reine Membranfärbung, U.E. außer den Membranen zum Teil auch die Vakuolen schwach gefärbt; pH 5 O.E. schwache Membranfärbung, Zellinhalt noch vollkommen farblos, U.E. reine Vakuolenfärbung; pH 7–11,5 O.E. reine Cytoplasmafärbung, U.E. reine Vakuolenfärbung.

11. Cresylechtviolett (IV, 2).

Farbton: pH 2—9 violett; pH 9—11,5 blaßorange. Bei pH 11,5 fällt der Farbstoff bald aus.

Wanderung: pH 2—7 zur Kathode; pH 7—11,5 keine eindeutige Wanderung mehr.

Löslichkeit: Toluol: pH 2—5 gar nicht, pH 7 im Verhältnis 1:1, pH 8,5 der größere Teil, pH 10—11,5 quantitativ mit gelbem Farbton löslich.

Chloroform: pH 2—5 gar nicht, pH 7 der größere Teil, pH 8—11,5 fast quantitativ mit gelbem Farbton löslich.

Toluol + Ölsäure: pH 2 gar nicht, pH 3—5 der größere Teil, pH 7—11,5 quantitativ mit blavioiolettem Farbton löslich.

Vitalfärbung: O.E. und U.E. pH 2 farblos; pH 3—7 reine Membranfärbung; pH 8 schwache Membran-, gute Vakuolenfärbung; pH 9—11,5 reine Vakuolenfärbung.

Semp. pH 2 tot, G.H. und N.Z. diffuse Inhaltsfärbung. pH 3—7 nichts gefärbt; pH 7,5—11,5 G.H. und N.Z. Vakuolenfärbung zum Teil diffus, zum Teil in Krümelform.

12. Dahlia (II, b, 6).

Farbton: pH 2—3 blaviolett; pH 3—10,5 rotviolett; pH 11,5 Farblösung wird bald farblos.

Wanderung: pH 2—7 eindeutig zur Kathode; pH 8—11,5 keine Wanderung mehr.

Löslichkeit: Toluol: schwer entscheidbar, da Farbstoff sofort farblos wird.

Chloroform: pH 2—7 etwas mit blavioiolettem Farbton (wässrige Phase bleibt weinrot gefärbt), pH 8,5—10,5 quantitativ löslich; pH 11,5 beide Phasen farblos.

Toluol + Ölsäure: pH 2 im Verhältnis 1:1, pH 3—5,5 der größte Teil, pH 7—11,5 quantitativ mit vioiolettem Farbton löslich.

Vitalfärbung: O.E. und U.E. pH 2 farblos; pH 3 O.E. Membranen (violett) und Kerne (blau) gefärbt, U.E. reine Membranfärbung; pH 5—10,5 O.E. Membranen und Kerne, U.E. Membranen und Vakuolen gefärbt; pH 11,5 reine Kern- bzw. Vakuolenfärbung.

Semp. pH 2 tot, G.H. und N.Z. diffuse Inhaltsfärbung. pH 3—10,5 Membranen gefärbt und in den Vakuolen des G.H. und der N.Z. Farbstoffkrümel pH 11,5 Membranen farblos, nur in den Vakuolen Farbstoffkrümel.

13. Diazingrün (I, 2).

Farbton: Bei allen pH-Werten blau.

Wanderung: pH 2—11 eindeutig zur Kathode, pH 11,5 keine Wanderung.

Löslichkeit: Toluol: pH 2—9 gar nicht, pH 10,5—11,5 etwas löslich.

Toluol + Ölsäure: pH 2 der größere Teil, pH 3—11,5 quantitativ mit blauem Farbton löslich.

Vitalfärbung: O.E. und U.E. pH 2 und 11,5 alles farblos; pH 3—10,5 schwache Membranfärbung.

Semp. pH 2 tot, G.H. und N.Z. diffuse Inhaltsfärbung. pH 3—10,5 reine Membranfärbung; pH 11,5 alles farblos.

14. Echtneublau (III, 1).

Farbton: pH 2—8 violett, pH 9—11,5 grün. In den stark alkalischen Puffern über pH 9 fällt der Farbstoff bald aus.

Wanderung: pH 2—7,5 zur Kathode; pH 8—11,5 keine Wanderung mehr.

Löslichkeit: Toluol: pH 2—8,5 gar nicht, pH 9,5—11,5 quantitativ mit oliv-grünem Farbton löslich.

Chloroform: pH 2—3 gar nicht, pH 5—7 etwas mit gelbem Farbton, pH 8,5 der größere Teil mit oliv-grünem, pH 9,5—11,5 quantitativ mit grünem Farbton löslich.

Toluol + Ölsäure: pH 2 gar nicht, pH 3 im Verhältnis 1:1, pH 5 der größere Teil, pH 7—11,5 quantitativ mit violettem Farbton löslich.

Vitalfärbung: O.E. und U.E. pH 2 farblos; pH 3 reine Membranfärbung; pH 5 O.E. reine Membranfärbung, U.E. schwache Membran-, gute Vakuolenfärbung; pH 7 O.E. Membranen und Vakuolen gefärbt, U.E. reine Vakuolenfärbung; pH 8,5—11,5 reine Vakuolenfärbung, in der O.E. außerdem noch eine schwache Kernfärbung.

Auffallend ist der Farbton der mit Echtneublau gefärbten Vakuolen. Die O.E. zeigt nämlich einen violetten und die U.E. einen grünblauen Farbton. Aus dem Verhalten des Farbstoffes in der wässrigen Lösung zu schließen, müßte demnach der Zellsaft der O.E. eine höhere C_H besitzen als der Zellsaft der U.E. Bei Neutralrotfärbung, die wohl noch in weiten Fehlergrenzen eine Schätzung der C_H zuläßt, tritt gerade die umgekehrte Erscheinung auf. Hier färbt sich die Vakuole der U.E. mit einem Farbton, der auf eine hohe C_H hindeutet. Aus dieser Erscheinung ergibt sich wieder, wie unzuverlässig eine Schätzung des pH-Wertes aus dem Farbton vitalgefärbter Zellen ist (vgl. dazu Drawert 1938b, S. 208).

15. Fuchsin (II, b, 7).

Farbton: pH 2—3 blaurot; pH 3—11,5 rot. Von pH 10,5—11,5 werden die Fuchsinlösungen bald farblos. Der Farbstoff ist im Wasser schwer löslich.

Wanderung: pH 2—8,5 Wanderung zur Kathode; pH 9—11,5 schwach zur Anode. Fuchsin gehört demnach zu den umladbaren Farbstoffen.

Löslichkeit: Toluol: pH 2—11,5 gar nicht löslich.

Toluol + Ölsäure: pH 2 gar nicht, pH 3—6 zum Teil, pH 7—11,5 fast quantitativ löslich.

Vitalfärbung: O.E. und U.E. pH 2 farblos; pH 3—9 reine Membranfärbung, pH 9,5—11 Membranen farblos, U.E. bei pH 10,5—11 schwache Vakuolenfärbung; pH 11,5 in beiden Epidermen gute Vakuolenfärbung.

Semp. pH 2 tot, G.H. und N.Z. diffuse Inhaltsfärbung; pH 3—10 reine Membranfärbung; pH 10,5—11,5 Membranen farblos, in den Vakuolen des G.H. und der N.Z. Farbstoffkrümel.

16. Gentianaviolett (II, b, 8).

Farbton: pH 2—3 blaviolett; pH 3—11,5 rotviolett. Bei pH 11,5 wird die Farblösung bald farblos.

Wanderung: pH 2—8 zur Kathode; pH 9—11,5 keine eindeutige Wanderung mehr.

Löslichkeit: Toluol: pH 2—7 gar nicht, pH 8,5—9,5 etwas mit gelbem Farbton; pH 10 im Verhältnis 1:1, pH 11,5 fast quantitativ mit blaß-violettem Farbton löslich.

Chloroform: pH 2—7 der größere Teil, pH 8,5—11,5 quantitativ löslich, Toluol + Ölsäure: pH 2 im Verhältnis 1:1, pH 3—11,5 quantitativ mit violettem Farbton löslich.

Vitalfärbung: O.E. und U.E. pH 2 farblos; pH 3—10 O.E. Membranen, Cytoplasma und Kerne gefärbt, U.E. Membranen und Vakuolen gefärbt; pH 11,5 O.E. reine Cytoplasma- und Kern-, U.E. reine Vakuolenfärbung.

Semp. pH 2 tot, G.H. und N.Z. diffuse Inhaltsfärbung; pH 3—8 reine Membranfärbung; pH 9—10,5 außer der Membranfärbung auch Farbstoffkrümel in den Vakuolen des G.H. und der N.Z.; pH 11,5 nur noch Farbstoffkrümel.

17. Indophenol (III, 2).

Der Farbstoff ist leider in Wasser nur so wenig löslich, daß keine einwandfreien Ergebnisse erzielt werden konnten.

18. Janusgrün (I, 3).

Farbton: Bei allen pH-Werten blaugrün.

Wanderung: pH 2—11,5 zur Kathode. Von pH 7—11,5 wird aber auch die Färbung des als Anode dienenden Filtrierpapierstreifens immer stärker.

Löslichkeit: Chloroform: pH 2—8,5 im Verhältnis 1:1, pH 9,5—11 der größere Teil, pH 11,5 quantitativ löslich.

Toluol + Ölsäure: pH 2 gar nicht, pH 3 der größte Teil, pH 5—11,5 quantitativ löslich.

Vitalfärbung: O.E. und U.E. pH 2 farblos; pH 3—9 reine Membranfärbung; pH 10—11,5 O.E. farblos, U.E. Vakuolenfärbung. Beim Absterben der Zellen bilden sich Tropfen im Zellsaft.

19. Jodgrün (II, b, 9).

Farbton: pH 2—9,5 blau, pH 10—11,5 zunächst weiß-violett, die Lösungen werden aber bald ganz farblos.

Wanderung: pH 2—9 zur Kathode; pH 10—11,5 keine eindeutige Wanderung mehr. Aus der Färbung des als Kathode dienenden Filtrierpapierstreifens zu schließen, besitzt der Farbstoff eine grüne und eine violette Phase. Die Steighöhe der violetten Phase ist kleiner als die der grünen.

Löslichkeit: Toluol: pH 2—7 gar nicht, pH 8,5 etwas löslich; pH 9,5—11,5 beide Phasen farblos.

Chloroform: pH 2—7 gar nicht löslich; pH 8—11,5 beide Phasen farblos.

Toluol + Ölsäure: pH 2—5 gar nicht, pH 7 im Verhältnis 1:1, pH 8,5—11,5 quantitativ löslich.

Vitalfärbung: O.E. und U.E. pH 2 farblos; pH 3—8 Membranfärbung; pH 9,5—11,5 O.E. Cytoplasma und Kerne violett gefärbt. U.E. farblos.

Semp. pH 2 tot, G.H. und N.Z. diffuse Inhaltsfärbung. pH 3—9,5 Membranfärbung; pH 10—11,5 reine diffuse Vakuolenfärbung des G.H.

20. Kristallviolett (II, b, 10).

Farbton: pH 2—3 blauviolett; pH 3—10,5 violett; pH 11,5 trübe, Farbe blaßt bald ganz aus.

Wanderung: pH 2—6 zur Kathode; pH 7—11,5 keine eindeutige Wanderung mehr, bei pH 11,5 Tendenz zur Anode.

Löslichkeit: Toluol: pH 2—11,5 unlöslich.

Chloroform: pH 2 der größte Teil, pH 3—8,5 quantitativ, pH 10 der größere Teil löslich; pH 11,5 beide Phasen farblos.

Toluol + Ölsäure: pH 2 der größte Teil, pH 3—10,5 quantitativ, pH 11,5 der größte Teil löslich.

Vitalfärbung: O.E. und U.E. pH 2 Membranen farblos, O.E. Cytoplasma- und Kernfärbung, Vakuolenkontraktion, U.E. Vakuolen gefärbt ohne Vakuolenkontraktion; pH 3—10,5 O.E. Membranen, Cytoplasma, Kerne, U.E. Membranen, Vakuolen gefärbt; pH 11,5 reine Cytoplasma-, Kern- bzw. Vakuolenfärbung.

Semp. pH 2 tot, G.H. und N.Z. diffuse Inhaltsfärbung. pH 3—10,5 Membranen gefärbt und in den Vakuolen des G.H., der Neben- und übrigen Epidermiszellen wird der Farbstoff diffus oder in Krümelform gespeichert. pH 11,5 reine Vakuolenfärbung.

21. Malachitgrün (II, b, 11).

Farbton: Bei allen pH-Werten blaugrün. Von pH 10,5—11,5 wird die Farblösung bald milchig-trübe, die Farbe blaßt aus. Nach längerem Stehen werden auch die Lösungen mit pH 8,5—10,5 farblos.

Wanderung: pH 2—6 zur Kathode; pH 7—11,5 keine eindeutige Wanderung mehr, Tendenz zur Anode.

Löslichkeit: Toluol: pH 2—11,5 unlöslich.

Toluol + Ölsäure: pH 2 im Verhältnis 1:1; pH 3—11,5 quantitativ löslich.

Vitalfärbung: O.E. und U.E. pH 2 farblos; pH 3—10,5 O.E. Cytoplasma- und Kernfärbung, Vakuolenkontraktion, U.E. Vakuolenfärbung; pH 11,5 alles farblos.

Semp. pH 2—11,5 Vakuolen des G.H. und der N.Z. haben den Farbstoff diffus oder in Krümelform gespeichert.

22. Mauvein (III, 3).

Farbton: Bei allen pH-Werten violett. Der Farbstoff ist im Wasser schwer löslich. Die Konzentration ist deshalb geringer als 1:10000.

Wanderung: pH 2—5 zur Kathode; pH 6—11,5 keine eindeutige Wanderung mehr.

Löslichkeit: Toluol: pH 2—3 gar nicht, pH 5 zum größeren Teil, pH 7—11,5 quantitativ löslich.

Chloroform: pH 2—11,5 quantitativ löslich.

Toluol + Ölsäure: pH 2—11,5 quantitativ löslich.

Vitalfärbung: An den von mir benutzten Objekten konnte ich mit diesem Farbstoff keine einwandfreien Vitalfärbungen erzielen.

23. Methylgrün (II, b, 12).

Farbton: Bei allen pH-Werten blaugrün; von pH 10—11,5 wird die Farblösung aber bald farblos.

Wanderung: pH 2—7 zur Kathode; pH 7,5—11,5 keine eindeutige Wanderung mehr.

Löslichkeit: Toluol: pH 2—7 gar nicht, pH 8,5 etwas löslich; pH 9,5—11,5 beide Phasen farblos.

Chloroform: pH 2 der größere Teil, pH 3—11,5 quantitativ löslich.

Toluol + Ölsäure: pH 2 der größere Teil, pH 3—11,5 quantitativ löslich.

Vitalfärbung: O.E. und U.E. pH 2 farblos; pH 3 O.E. Cytoplasma- und Kernfärbung, U.E. farblos; pH 5–9 O.E. Cytoplasma- und Kernfärbung, U.E. Vakuolenfärbung; pH 10–11,5 alles farblos.

24. Methylviolett (II, b, 13).

Farbton: pH 2 blau; pH 3–11,5 violett. Von pH 10–11,5 wird die Lösung bald farblos.

Wanderung: pH 2–8 zur Kathode; pH 9–11,5 keine Wanderung mehr.

Löslichkeit: Toluol: pH 2–7 gar nicht, pH 8,5 etwas löslich; pH 9,5–11,5 beide Phasen farblos.

Chloroform: pH 2 der größere Teil, pH 3–11,5 quantitativ löslich.

Toluol + Ölsäure: pH 2 der größere Teil, pH 3–11,5 quantitativ löslich.

Vitalfärbung: pH 2 O.E. schwache Kernfärbung U.E. farblos; pH 3 O.E. schwache Membran-, gute Cytoplasma- und Kernfärbung, U.E. Vakuolen gefärbt; pH 5–11,5 reine Cytoplasma-, Kernfärbung in der O.E. und reine Vakuolenfärbung in der U.E.

25. Neutralrot (III, 4).

Farbton: pH 2–7 rot; pH 7–11,5 orange-gelb. Über pH 7 nach der alkalischen Seite hin fällt der Farbstoff bald aus.

Wanderung: pH 2–7 zur Kathode; pH 7,5–11,5 keine Wanderung mehr.

Löslichkeit: Toluol: pH 2–3 gar nicht, pH 5 der größere Teil, pH 7–11,5 quantitativ löslich.

Chloroform: pH 2 gar nicht, pH 3 der kleinere Teil, pH 5 im Verhältnis 1:1, pH 7 der größere Teil, pH 8–11,5 quantitativ löslich.

Toluol + Ölsäure: pH 2 etwas, pH 3 im Verhältnis 1:1, pH 5–7 der größere Teil, pH 8–11,5 quantitativ löslich.

Vitalfärbung: O.E. und U.E. pH 2 farblos; pH 3 reine Membranfärbung; pH 5 O.E. Membranen und Vakuolen gefärbt, U.E. reine Vakuolenfärbung; pH 7–11,5 in beiden Epidermen reine Vakuolenfärbung.

26. Nilblausulfat (IV, 3).

Farbton: pH 2–7,5 blau; pH 8–11,5 braunrot.

Wanderung: pH 2–7 zur Kathode; pH 8–11,5 keine eindeutige Wanderung mehr. Nur bei pH 11,5 schwache Bevorzugung der Anode.

Löslichkeit: Toluol: pH 2 gar nicht, pH 3 im Verhältnis 1:1, pH 5 fast quantitativ, pH 7–11,5 quantitativ mit rein gelbem Farbton löslich.

Chloroform: pH 2 im Verhältnis 1:1 mit blauvioletterm Farbton, pH 3 der größere Teil mit karminrotem Farbton, pH 5–11,5 quantitativ mit dunkel orangenem Farbton löslich.

Toluol + Ölsäure: pH 2 der größere Teil, pH 3–11,5 quantitativ mit violetterm Farbton löslich.

Vitalfärbung: O.E. und U.E. pH 2 farblos; pH 3 reine Membranfärbung; pH 5 Membran- und Vakuolenfärbung; pH 7–11,5 reine Vakuolenfärbung. Manchmal trat in der O.E. auch eine Färbung des Kernes auf.

Semp. pH 2 tot, G.H. und N.Z. diffuse Inhaltsfärbung. pH 3–6 Membranen und Vakuolen (diffus und auch in Krümelform) gefärbt; pH 7–11,5 reine Vakuolenfärbung.

27. Prune pure (IV, 4).

Siehe Drawert 1938 b.

28. Pyronin (II, c, 1).

Farbton: pH 2—10,5 rot; pH 11,5 rosa, trübe.

Wanderung: pH 2—7 zur Kathode; pH 8—11,5 keine Wanderung mehr. Nur größere Farbstoffpartikelchen wandern im stark alkalischen Bereich zur Anode.

Löslichkeit: Toluol: pH 2—11,5 unlöslich.

Chloroform: pH 2—5 gar nicht, pH 7 etwas, pH 8,5—11,5 der größere Teil unter Farbverlust löslich.

Toluol + Ölsäure: pH 2 gar nicht, pH 3 etwas, pH 5 der kleinere Teil, pH 7 im Verhältnis 1:1, pH 8,5 der größere Teil, pH 10—11,5 quantitativ mit rotem Farbton löslich.

Vitalfärbung: O.E. und U.E. pH 2 alles farblos, pH 3—7 reine Membranfärbung; pH 8,5—10 O.E. Membran-, Cytoplasma- und Kernfärbung, U.E. reine Membranfärbung; pH 11,5 Membranen farblos, in der O.E. gute Cytoplasma- und starke Kernfärbung.

Semp. pH 2 tot, G.H. und N.Z. diffuse Inhaltsfärbung, pH 3—10 reine Membranfärbung; pH 10,5—11,5 G.H., N.Z., Palisadenzellen Vakuolenfärbung, diffus und auch in Krümelform.

29.—32. Rhodamin 6 G, B, 3 B und S (II, c, 2—5).

Siehe Drawert 1939.

33. Rosanilin (II, b, 14).

Farbton: pH 2—7 rot; pH 8—11,5 Lösungen werden bald farblos und im stark alkalischen Bereich trübe.

Wanderung: pH 2—8 zur Kathode, pH 9,5—11,5 keine Wanderung mehr.

Löslichkeit: Toluol: pH 2—11,5 unlöslich.

Toluol + Ölsäure: pH 2 gar nicht, pH 3,5—5,5 im Verhältnis 1:1, pH 7—9 der größte Teil, pH 10—11,5 quantitativ mit rotem Farbton löslich.

Vitalfärbung: O.E. und U.E. pH 2 farblos; pH 3—9 Membranfärbung; pH 9,5—11 alles farblos; pH 11,5 schwache Vakuolenfärbung.

34. Safranin B extra (III, 5).

Farbton: Bei allen pH-Werten rot.

Wanderung: pH 2—10,5 zur Kathode; pH 11,5 keine Wanderung mehr.

Löslichkeit: Toluol: pH 2—10 gar nicht, pH 11,5 etwas löslich.

Chloroform: pH 2—7 gar nicht, pH 9 etwas, pH 10,5 der größere Teil, pH 11,5 quantitativ mit rotem Farbton löslich.

Toluol + Ölsäure: pH 2 gar nicht, pH 3 zum kleineren Teil, pH 5 zum größeren Teil, pH 7—11,5 quantitativ löslich.

Vitalfärbung: O.E. und U.E. pH 2 farblos; pH 3—11,5 reine gelbe Membranfärbung. *Helodea densa* weist dagegen in dem pH-Gebiet 2—10,5 reine rote Membranfärbung auf und bei pH 11,5 sind in diesem Fall die Membranen farblos.

Semp. pH 2 tot, G.H. und N.Z. diffuse Inhaltsfärbung, pH 3—11,5 reine gelbbrote Membranfärbung.

35. Thionin pur. (V, 2).

Farbton: pH 2—10 violett; pH 10—11,5 weinrot.

Wanderung: pH 2—10 zur Kathode; pH 10—11,5 keine eindeutige Wanderung mehr.

Löslichkeit: Toluol: pH 2—8,5 gar nicht, pH 10 im Verhältnis 1:1, pH 11,5 quantitativ unter Farbverlust löslich.

Chloroform: pH 2—7 gar nicht, pH 8,5 etwas, pH 10—11,5 quantitativ mit schwach ziegelrotem Farbton löslich.

Toluol + Ölsäure: pH 2 gar nicht, pH 3 etwas, pH 5 im Verhältnis 1:1, pH 7—11,5 quantitativ mit blauem Farbton löslich.

Vitalfärbung: O.E. und U.E. pH 2 farblos; pH 3—8 reine Membranfärbung; pH 8,5—9,5 Membran- und Vakuolenfärbung; pH 10—11,5 reine Vakuolenfärbung, u. zw. O.E. violett, U.E. blau.

Semp. pH 2 tot, G.H. und N.Z. diffuse Inhaltsfärbung. pH 3 violette Membranfärbung, einige Zellen des Gerbstoffhorizonts auch diffuse blaue Vakuolenfärbung; pH 5—8 Membran- (Epidermiszellen) und Vakuolenfärbung (G.H. und N.Z.), diffus; pH 9—11,5 reine Vakuolenfärbung in Krümelform.

36. Thioninblau GO (V, 3.).

Farbton: Bei allen pH-Werten blau.

Wanderung: pH 2—10 zur Kathode; pH 11,5 keine eindeutige Wanderung mehr.

Löslichkeit: Toluol: pH 2—8,5 gar nicht, pH 10 etwas, pH 11,5 der kleinere Teil mit weinrotem Farbton löslich.

Chloroform: pH 2—7 gar nicht, pH 8,5 der kleinere Teil, pH 10 im Verhältnis 1:1, pH 11,5 fast quantitativ mit violetter Farbton löslich.

Toluol + Ölsäure: pH 2 gar nicht, pH 3 der kleinere Teil, pH 5 der größere Teil, pH 7—11,5 quantitativ mit blauem Farbton löslich.

Vitalfärbung: O.E. und U.E. pH 2 farblos; pH 3—10 reine Membranfärbung, nur in den O.E. angetriebener Zwiebeln bei pH 10 auch Vakuolenfärbung; pH 11 Membran- und Vakuolenfärbung in beiden Epidermen.

Semp. pH 2 tot, G.H. und N.Z. diffuse Inhaltsfärbung. pH 3—10,5 reine Membranfärbung; pH 11,5 nur in den Palisadenzellen z. T. diffuse Vakuolenfärbung.

37. Toluidinblau (V, 4).

Farbton: pH 2—9 blau; pH 9,5—11,5 violett.

Wanderung: pH 2—9,5 zur Kathode; pH 10—11,5 keine Wanderung mehr.

Löslichkeit: Toluol: pH 2—7 gar nicht, pH 8,5 etwas, pH 10 der größere Teil, pH 11,5 quantitativ mit gelbrotem Farbton löslich.

Chloroform: pH 2—5 gar nicht, pH 7 etwas, pH 8,5 im Verhältnis 1:1, pH 10—11,5 quantitativ mit weinrotem Farbton löslich.

Toluol + Ölsäure: pH 2 gar nicht, pH 3 etwas, pH 5 der kleinere Teil, pH 7 im Verhältnis 1:1, pH 8,5 der größere Teil, pH 10—11,5 quantitativ mit blauem Farbton löslich.

Vitalfärbung: O.E. und U.E. pH 2 farblos; pH 3—7 reine Membranfärbung; pH 8—9 Membranen und in der U.E. auch Vakuolen zum Teil gefärbt; pH 10—11,5 reine Vakuolenfärbung in beiden Epidermen.

38. Variaminblausalz B (I, 4).

Farbton: Bei allen pH-Werten bräunlichgelb. Allmählich fällt der Farbstoff im ganzen C_H -Bereich aus.

Wanderung: pH 2—9,5 zur Kathode; pH 10—11,5 keine Wanderung mehr. Die ausgefallenen Farbstoffpartikelchen wandern im stark alkalischen Gebiet zur Anode.

Löslichkeit: Toluol: pH 2—5 gar nicht, pH 7 der kleinere Teil, pH 8,5 der größere Teil, pH 10—11,5 fast quantitativ löslich.

Chloroform: pH 2—5 gar nicht, pH 7 der kleinere Teil, pH 8,5—11,5 quantitativ löslich. Vor dem Ausschütteln ist der Farbstoff bei allen pH-Werten in der wässerigen Phase bräunlichgelb. Nach dem Ausschütteln mit Chloroform werden die wässerigen Phasen von pH 2—7 aber rein gelb, trotzdem im Chloroform (außer bei pH 7) keine Färbung sichtbar ist. Von pH 8,5—11,5 hat dann das Chloroform den gesamten Farbstoff mit gelbbraunem Farbton gespeichert.

Toluol + Ölsäure: pH 2 gar nicht, pH 3 etwas, pH 5 der kleinere Teil, pH 7—9 der größere Teil, pH 10—11,5 fast quantitativ mit rotbraunem Farbton löslich. Allmählich fällt das Variaminblausalz B in den wässerigen Phasen aus, dementsprechend geht der Farbstoff auch bei sämtlichen pH-Werten nach einiger Zeit in die organischen Lösungsmittel, ohne daß die beiden Phasen nochmals durcheinander geschüttelt werden.

Vitalfärbung: O.E. und U.E. pH 2 farblos; pH 3—9 reine Membranfärbung (gelb); pH 10—11,5 Vakuolen gefärbt (gelb), bei pH 10 auch noch die Membranen der O.E. schwach gefärbt.

39. Vesuvium (= Bismarckbraun) (I, 5).

Farbton: pH 2—6 rotbraun; pH 6,5—11,5 gelb.

Wanderung: pH 2—6 zur Kathode; pH 6,5—11,5 keine Wanderung mehr, nur ausgefallene Farbstoffpartikelchen sammeln sich an der Anode.

Löslichkeit: Toluol: pH 2 etwas, pH 3 fast quantitativ, pH 5—11,5 quantitativ mit gelbem Farbton löslich.

Chloroform: pH 2 im Verhältnis 1:1, pH 3—11,5 quantitativ mit gelbem Farbton löslich.

Toluol + Ölsäure: pH 2 im Verhältnis 1:1, pH 3—11,5 quantitativ mit rotbraunem Farbton löslich.

Vitalfärbung: O.E. und U.E. pH 2 farblos; pH 3—5 Membranfärbung, in der U.E. auch Vakuolen gefärbt; pH 7—11,5 O.E. reine Cytoplasma- und Kernfärbung. Im Cytoplasma schwimmen mit der Plasmaströmung größere Farbstoffaggregate herum. U.E. reine Vakuolenfärbung.

Semp. pH 2 tot, G.H. und N.Z. diffuse Inhaltsfärbung. pH 3—11,5 Farbstoff in den Vakuolen des G.H. und der N.Z. diffus und in Krümelform gespeichert.

40. Viktoriablau (II, b, 15).

Farbton: pH 2—5 blau; pH 6—7,5 violett; pH 8—11,5 rotbraun. Bei pH 8,5—11,5 fällt der Farbstoff bald in großen Flocken aus.

Wanderung: pH 2—5,5 zur Kathode; pH 7—11,5 keine eindeutige Wanderung mehr.

Löslichkeit: Toluol: pH 2 etwas, pH 3 der größere Teil, pH 5—11,5 quantitativ mit dunkel-orangerotem Farbton löslich.

Chloroform: pH 2 der größere Teil, pH 3—11,5 quantitativ mit violettem Farbton löslich.

Toluol + Ölsäure: pH 2—11,5 quantitativ mit blauem Farbton löslich.

Vitalfärbung: O.E. und U.E. pH 2 farblos; pH 3—7 O.E. zum Teil Vakuolen-, zum Teil Cytoplasma- und Kernfärbung, U.E. reine Vakuolenfärbung; pH 8—11,5 meist nichts gefärbt. Da der Farbstoff bald in großen Flocken ausfällt, ist nur mit ganz frisch angesetzten Farblösungen eine Färbung zu erzielen, und auch in diesem Fall bleibt sie häufig aus.

Semp. pH 2—11,5 nichts gefärbt.

Die bei den einzelnen Farbstoffen angegebene Wanderungsrichtung wurde aus der Steighöhe des Farbstoffes in den als Elektroden dienenden Filtrierpapierstreifen erschlossen (vgl. Drawert 1938 b u. 1939). Die Steighöhen sind in dem angeführten pH-Bereich nicht immer gleich hoch, sondern für die zur Kathode wandernden Farbstoffe ist die Steighöhe um so größer, je höher die C_H . Bei den im alkalischen Gebiet umladbaren Farbstoffen ist die Steighöhe in dem als Anode dienenden Filtrierpapierstreifen um so größer, je kleiner die C_H der Farblösung ist (s. z. B. Drawert 1939, S. 378, Abb. 1).

II. Der Einfluß anorganischer Salze auf die Löslichkeit basischer Farbstoffe in organischen Flüssigkeiten und auf die Aufnahme durch die gerbstofffreie und gerbstoffführende pflanzliche Zelle.

Da die Untersuchungen mit Prune pure und den Rhodaminen über den Einfluß anorganischer Salze auf die Löslichkeit dieser Farbstoffe in hydrophoben organischen Flüssigkeiten und auf ihre Aufnahme durch die lebende Zelle ergaben, daß diese beiden Vorgänge — entsprechend den Versuchen über den Einfluß der C_H — parallel verlaufen, wurden die Versuche auch auf andere basische Farbstoffe ausgedehnt. Nur Farbstoffe, die bei der betreffenden C_H -Lage der benutzten Salzlösungen (vgl. Drawert 1938 b, S. 202—205, Abb. 19—23) von der Vakuole bzw. dem Cytoplasma und dem Kern gespeichert wurden, andererseits aber auch nicht eine zu schnelle Giftwirkung auf den Protoplasten ausübten, kamen zur Untersuchung. Ich wählte folgende vier Farbstoffe: Brillantkresylblau, Methylviolet, Neutralrot und Nilblausulfat. Als Versuchsobjekte dienten wieder die Ober- und Unterepidermen von *Allium cepa* (Zwiebelschuppen) und als gerbstoffführende Zellen außer den Flächenschnitten von *Sempervivum holochrysum* in erster Linie die Zellfäden von *Spirogyra spec.* Es wurde der Einfluß folgender Salze geprüft: KCl, NaCl; $CaCl_2$, $MgCl_2$; $AlCl_3$, $Al(NO_3)_3$ und $Al_2(SO_4)_3$. Die Salze kamen in den Konzentrationen 1, 10^{-1} , 10^{-2} , 10^{-3} , 10^{-4} ,

10^{-5} und 10^{-6} vol. mol. in destilliertem Wasser gelöst zur Anwendung. Bei $\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3$ konnte als höchste Konzentration nur 0,5 vol. mol. benutzt werden, da 1 vol. mol. bei Zimmertemperatur nicht mehr quantitativ löslich ist. Die Farbstoffkonzentration betrug immer 1:10000 ($= 0,01\%$). Über die Herstellung der Lösungen s. Drawert 1938 b, S. 195/96. Die Einwirkungsdauer der Lösungen auf die Zellen betrug 10–45 Minuten. Die Bedeutung der Abkürzungen für die Versuchsobjekte s. S. 162.

Versuchsergebnisse.

In den folgenden Versuchsprotokollauszügen wird an erster Stelle der Einfluß der betreffenden Salze auf die Löslichkeit des Farbstoffes in den organischen Lösungsmitteln und an zweiter die Aufnahme durch die lebende Zelle mitgeteilt.

1. Brillantkresylblau.

KCl und *NaCl*

Löslichkeit: Toluol: 10^{-6} –1 vol. mol. etwas löslich.

Chloroform: 10^{-6} – 10^{-3} der größte Teil, 10^{-2} –1 vol. mol. im Verhältnis 1:1 löslich.

Toluol + Ölsäure: 10^{-6} – 10^{-1} der größte Teil, 1 vol. mol. im Verhältnis 1:1 löslich.

Vitalfärbung: O.E. 10^{-6} – 10^{-1} Membranen, zum Teil auch Vakuolen gefärbt, 1 vol. mol. stark plasmolysiert, Membranen farblos, in einem Teil der Zellen gute Vakuolenfärbung.

U.E. 10^{-6} – 10^{-1} Membranen und Vakuolen gefärbt, 1 vol. mol. plasmolysiert, reine Vakuolenfärbung in allen Zellen.

CaCl_2 und *MgCl_2*

Löslichkeit: Toluol: 10^{-6} –1 vol. mol. etwas mit orange-gelbem Farbton löslich.

Chloroform: CaCl_2 10^{-6} –1 vol. mol. etwas mit violettem Farbton löslich. MgCl_2 10^{-6} –1 vol. mol. der größte Teil löslich.

Toluol + Ölsäure: CaCl_2 10^{-6} – 10^{-1} im Verhältnis 1:1, 1 vol. mol. der kleinere Teil mit blauem Farbton löslich. MgCl_2 10^{-6} – 10^{-1} vol. mol. der größere Teil, 1 vol. mol. im Verhältnis 1:1 löslich.

Vitalfärbung: O.E. 10^{-6} – 10^{-2} vol. mol. CaCl_2 und auch MgCl_2 Membranen, in einigen Zellen auch Vakuolen gefärbt. 10^{-1} und 1 vol. mol. Membranen vollkommen farblos, Vakuolen zum Teil gefärbt.

U.E. 10^{-6} – 10^{-2} Membranen + Vakuolen gefärbt, 10^{-1} und 1 vol. mol. reine Vakuolenfärbung.

AlCl_3, *Al(NO_3)_3* und *Al_2(SO_4)_3*.

Löslichkeit: Toluol: 10^{-6} – 10^{-4} zum kleineren Teil mit orange-gelbem Farbton, 10^{-3} etwas, 10^{-2} –1 vol. mol. gar nicht löslich.

Chloroform: 10^{-6} – 10^{-4} vol. mol. zum kleineren Teil mit blauem Farbton, 10^{-3} zum kleineren Teil mit violettem Farbton, 10^{-2} –1 (bzw. 0,5) vol. mol. etwas mit weinrotem Farbton löslich.

Toluol + Ölsäure: 10^{-6} — 10^{-3} im Verhältnis 1:1, 10^{-2} und 10^{-1} zum kleineren Teil, 1 (bzw. 0,5) vol. mol. mit blauem Farbton löslich.

Vitalfärbung: O.E. 10^{-6} — 10^{-4} reine Membranfärbung, 10^{-3} schwache Mittellamellenfärbung in den Membranen, 10^{-2} —1 (bzw. 0,5) vol. mol. alles farblos.

U.E. 10^{-6} — 10^{-4} vol. mol. Membranen und Vakuolen gefärbt, 10^{-3} — 10^{-1} Membranen farblos, in einigen Zellen schwache Vakuolenfärbung, 1 (bzw. 0,5) vol. mol. plasmolysiert, alles farblos. Bei den 0,1 und 1 vol. mol. Al-Salzlösungen färben sich die Vakuolen der U.E. auch bei Abwesenheit von Farbstoffen gelb bis grüngelb.

2. Methylviolett.

KCl und *NaCl*.

Löslichkeit: Toluol: 10^{-6} —1 vol. mol. unlöslich.

Chloroform: 10^{-6} —1 vol. mol. quantitativ löslich.

Toluol + Ölsäure: 10^{-6} —1 vol. mol. quantitativ löslich.

Vitalfärbung: O.E. 10^{-6} — 10^{-2} vol. mol. Membranen, Cytoplasma und Kerne gut gefärbt, 10^{-1} und 1 vol. mol. reine Cytoplasma- und Kernfärbung.

U.E. speichert nur sehr langsam Methylviolett in den Vakuolen der Schnittrandzellen, in denen der Farbstoff rote körnige Aggregate bildet.

Spirogyra. 10^{-6} —1 vol. mol. Membranen gefärbt, Farbstoff in Krümelform gespeichert.

CaCl₂ und *MgCl₂*.

Löslichkeit: In den 1 vol. mol. Lösungen besitzt der Farbstoff einen blauen und in den 10^{-1} — 10^{-6} vol. mol. Lösungen einen violetten Farbton. Außerdem blaßt die Farbe in den 1 vol. mol. Lösungen bald aus.

Toluol: 10^{-6} —1 vol. mol. unlöslich.

Chloroform: 10^{-6} —1 vol. mol. quantitativ löslich. Nur bei 1 vol. mol. *CaCl₂* bleibt noch etwas Farbstoff in der wässrigen Phase zurück.

Toluol + Ölsäure: 10^{-6} —1 vol. mol. quantitativ löslich. Auch hier bleibt nach dem Ausschütteln bei 1 vol. mol. *CaCl₂* eine Spur Farbstoff in der wässrigen Phase.

Vitalfärbung: O.E. 10^{-6} — 10^{-4} vol. mol. Membranen, Cytoplasma und Kerne gefärbt. 10^{-3} —1 vol. mol. reine Cytoplasma- und Kernfärbung, bei 1 vol. mol. aber schwächer.

Spirogyra. 10^{-6} — 10^{-3} vol. mol. Membranen gefärbt, Farbstoff in Krümelform gespeichert. 10^{-2} — 10^{-1} vol. mol. Membranen farblos, Farbstoff im Zellinnern in Krümelform ausgefallen. Bei 1 vol. mol. Zellen stark plasmolysiert und gefärbt, der Ort der Farbstoffspeicherung läßt sich aber in diesem Zustand schwer unterscheiden.

AlCl₃, *Al(NO₃)₃* *Al₂(SO₄)₃*.

Löslichkeit: Toluol: 10^{-6} —1 vol. mol. unlöslich.

Chloroform: *AlCl₃*: 10^{-6} —1 vol. mol. quantitativ löslich. *Al(NO₃)₃*: 10^{-6} — 10^{-1} vol. mol. quantitativ, 1 vol. mol. der größte Teil löslich. *Al₂(SO₄)₃*: 10^{-6} vol. mol. quantitativ, 10^{-5} — 10^{-3} der größte Teil, 10^{-2} im Verhältnis 1:1, 10^{-1} vol. mol. der größte Teil und 0,5 vol. mol. quantitativ löslich.

Toluol + Ölsäure: 10^{-6} — 10^{-1} (bzw. 0,5) vol. mol. quantitativ, 1 vol. mol. der größte Teil löslich.

Vitalfärbung: O.E. 10^{-6} und 10^{-5} vol. mol. Membranen gar nicht oder nur schwach gefärbt, gute Cytoplasma- und Kernfärbung. 10^{-4} vol. mol. sehr gute Membranfärbung, sonst wie vorher. 10^{-3} —1 (bzw. 0,5) vol. mol. Membranen farblos, gute Cytoplasma- und Kernfärbung (vgl. Fig. 1).

Spirogyra: AlCl_3 und $\text{Al}(\text{NO}_3)_3$ 10^{-6} — 10^{-4} vol. mol. Membranen gefärbt, Farbstoff in Krümelform gespeichert, 10^{-3} — 10^{-1} vol. mol. Membranen farblos, Farbkümel im Zellinnern. 1 vol. mol. bei der starken Plasmolyse erscheint das ganze Zellinnere als gefärbt.

Sempervivum: $\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3$ 10^{-6} —0,5 vol. mol. Vakuolen der Zellen des Gerbstoffhorizontes und der Spaltöffnungs-Nebenzellen diffus oder in Krümelform gefärbt.

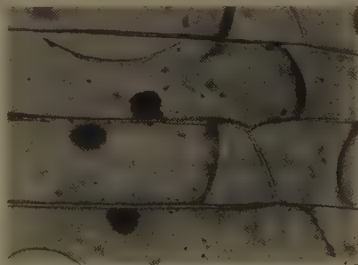


Fig. 1. Oberepidermis von *Allium cepa* in Methylviolett 1:10 000 + 0,5 vol. mol. $\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3$, plasmolysiert, Cytoplasma und Kerne gefärbt.

3. Neutralrot.

KCl und *NaCl*.

Löslichkeit: Toluol: 10^{-6} — 10^{-3} vol. mol. quantitativ, 10^{-2} fast quantitativ, 10^{-1} und 1 vol. mol. der größte Teil mit gelbem Farbton löslich.

Chloroform: 10^{-6} —1 vol. mol. quantitativ mit gelbem Farbton löslich.

Toluol + Ölsäure: 10^{-6} —1 vol. mol. quantitativ mit rotem Farbton löslich.

Vitalfärbung: O.E. 10^{-6} — 10^{-1} vol. mol. gute Membranfärbung, in einigen Zellen auch Vakuolen gefärbt. 1 vol. mol. stark plasmolysiert, Membranen farblos, Vakuolen zum Teil gefärbt.

U.E. 10^{-6} — 10^{-3} vol. mol. schwache Membran-, gute Vakuolenfärbung. 10^{-2} —1 vol. mol. reine Vakuolenfärbung.

*CaCl*₂ und *MgCl*₂.

Löslichkeit: Toluol: 10^{-6} — 10^{-1} vol. mol. quantitativ, 1 vol. mol. fast quantitativ löslich.

Chloroform: 10^{-6} —1 vol. mol. quantitativ löslich.

Toluol + Ölsäure: 10^{-6} —1 vol. mol. quantitativ löslich.

Vitalfärbung: O.E. je nach dem, in welchem Ruhestadium die Zwiebeln sich befanden, war reine Membran- oder Membran- + Vakuolenfärbung zu beobachten (vgl. Fig. 2).

U.E. Auch hier im ganzen untersuchten Konzentrationsbereich 10^{-6} —1 vol. mol. reine Vakuolenfärbung. Bei MgCl_2 waren in 10^{-6} — 10^{-3} vol. mol. außerdem auch noch häufig die Membranen gefärbt.

Spirogyra. 10^{-6} — 10^{-2} vol. mol. Membranen gefärbt, Farbstoff im Innern in Krümelform gespeichert. 10^{-1} vol. mol. Membranen farblos, nur Krümel färbung.



Fig. 2. Oberepidermis von *Allium cepa* (angetriebene Zwiebel) in Neutralrot 1:10 000 + 1 vol. mol. CaCl_2 , plasmolysiert, Vakuolen gefärbt.

1 vol. mol. CaCl_2 stark plasmolysiert, was gefärbt ist, läßt sich nicht entscheiden. Bei 1 vol. mol. MgCl_2 besitzen die Zellen eine ausgesprochene Konvexplasmolyse, und der Farbstoff ist im Zellinnern in Krümelform gespeichert.

Wird CaCl_2 nicht in destilliertem Wasser (sauer, Ausgangs- C_H um pH 5), sondern in Leitungswasser (schwach alkalisch, Ausgangs- C_H um pH 7,5) gelöst, dann zeigen auch die Zellen der O.E. vollkommen ruhender Zwiebeln bei allen Konzentrationen (10^{-6} —1 vol. mol.) reine Vakuolenfärbung.

AlCl_3 , $\text{Al}(\text{NO}_3)_3$ und $\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3$.

Löslichkeit: Toluol: 10^{-6} und 10^{-5} vol. mol. im Verhältnis 1:1, 10^{-4} der kleinere Teil, 10^{-3} etwas mit gelbem Farbton, 10^{-2} —1 vol. mol. gar nicht löslich.

Chloroform: AlCl_3 : 10^{-6} vol. mol. im Verhältnis 1:1, 10^{-5} und 10^{-4} der größte Teil, 10^{-3} im Verhältnis 1:1, 10^{-2} und 10^{-1} der kleinere Teil, 1 vol. mol. im Verhältnis 1:1 löslich, und zwar 10^{-6} — 10^{-2} vol. mol. mit gelbem und 10^{-1} und 1 vol. mol. mit rotem Farbton. — $\text{Al}(\text{NO}_3)_3$: 10^{-6} — 10^{-1} vol. mol. der größere Teil, 1 vol. mol. quantitativ löslich. — $\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3$: 10^{-6} — 10^{-5} vol. mol. der kleinere Teil, 10^{-4} — 10^{-3} im Verhältnis 1:1, 10^{-2} — 10^{-1} der kleinere Teil, 0,5 vol. mol. etwas löslich.

Toluol + Ölsäure: AlCl_3 : 10^{-6} — 10^{-3} vol. mol. der größere Teil, 10^{-2} im Verhältnis 1:1, 10^{-1} der kleinere Teil, 1 vol. mol. gar nicht löslich. — $\text{Al}(\text{NO}_3)_3$ und $\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3$: 10^{-6} —1 (bzw. 0,5) vol. mol. fast quantitativ mit rotem Farbton löslich.

Vitalfärbung: O.E. 10^{-6} — 10^{-3} vol. mol. reine Membranfärbung. 10^{-2} —1 vol. mol. alles farblos. Bei angetriebenen Zwiebeln sind außer den Membranen aber auch häufig die Vakuolen gefärbt, selbst bei plasmolytisch wirkenden Konzentrationen. So zeigten in einer 0,5 vol. mol. $\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3$ -Lösung die O.E.-Zellen einer angetriebenen Zwiebel bei farblosen Membranen eine ausgeprägte Vakuolenfärbung und normale Plasmaströmung.

U.E. 10^{-6} — 10^{-4} vol. mol. Membranen- und Vakuolenfärbung, 10^{-3} — 10^{-2} vol. mol. reine Vakuolenfärbung, 10^{-1} —1 vol. mol. im allgemeinen alles farblos, es kommen aber auch einzelne Zellen mit guter Vakuolenfärbung vor.

Sempervivum. 10^{-6} — 10^{-3} vol. mol. Membranen sowie Vakuolen des G.H. und der N.Z. diffus oder mit Krümelform gefärbt, 10^{-2} vol. mol. Membranen farblos, G.H. und N.Z. Krümelgefärbung, 10^{-1} —1 vol. mol. stark plasmolysiert, nichts einwandfrei gefärbt.

Spirogyra. 10^{-6} — 10^{-4} vol. mol. alle Membranen und bei 10^{-3} vol. mol. nur die Quermembranen gefärbt, außerdem bei allen vier Konzentrationen der Farbstoff vom Zellinnern in Krümelform gespeichert. 10^{-2} — 10^{-1} vol. mol. Membranen farblos, bei 10^{-2} , zum Teil auch noch bei 10^{-1} vol. mol. Krümelgefärbung im Zellinnern. 1 vol. mol. starke Plasmolyse, alles farblos.

4. Nilblausulfat.

KCl und NaCl .

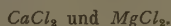
Löslichkeit: Toluol: 10^{-6} —1 vol. mol. der größte Teil mit orange-gelbem Farbton löslich.

Toluol + Ölsäure: 10^{-6} —1 vol. mol. quantitativ mit violetterm Farbton löslich.

Vitalfärbung: O.E. 10^{-6} — 10^{-1} vol. mol. Membranen und Vakuolen gefärbt, 1 vol. mol. reine Vakuolenfärbung.

U.E. 10^{-6} — 10^{-2} vol. mol. Membranen und Vakuolen gefärbt, 10^{-1} —1 vol. mol. reine Vakuolenfärbung.

Semp. 10^{-6} —1 vol. mol. Farbstoff von den Vakuolen des G.H. und der N.Z. diffus oder in Krümelform gespeichert.



Löslichkeit: Toluol: 10^{-6} — 10^{-2} vol. mol. fast quantitativ, 10^{-1} der größte Teil, 1 vol. mol. der kleinere Teil löslich.

Toluol + Ölsäure: 10^{-6} —1 vol. mol. quantitativ löslich.

Vitalfärbung: O.E. 10^{-6} — 10^{-2} vol. mol. Membranen und Vakuolen gefärbt, 10^{-2} —1 vol. mol. reine Vakuolenfärbung, und zwar violettblau gefärbte Vakuolen mit, grünblau gefärbte ohne Vakuolenkontraktion.

U.E. 10^{-6} —1 vol. mol. reine Vakuolenfärbung ohne Kontraktion.

Semp. 10^{-6} —1 vol. mol. G.H. und N.Z. haben den Farbstoff diffus und in Krümelform gespeichert.



Löslichkeit: Toluol: 10^{-6} — 10^{-5} vol. mol. der größte Teil, 10^{-4} im Verhältnis 1:1, 10^{-3} der kleinere Teil, 10^{-2} —1 vol. mol. fast gar nicht löslich.

Chloroform: 10^{-6} —1 vol. mol. der größte Teil ist löslich.

Toluol + Ölsäure: 10^{-6} —1 vol. mol. quantitativ löslich.

Vitalfärbung: O.E. 10^{-6} — 10^{-3} vol. mol. Membranen-, Cytoplasma-, Kern- und zum Teil auch Vakuolenfärbung. 10^{-2} vol. mol. schwache Cytoplasma- und Kernfärbung, 10^{-1} —1 vol. mol. alles farblos.

U.E. 10^{-6} — 10^{-4} vol. mol. Membranen und Vakuolen gefärbt. 10^{-3} — 10^{-2} vol. mol. schwache Vakuolenfärbung, 10^{-1} —1 vol. mol. alles farblos.

Semp. 10^{-6} — 10^{-1} vol. mol. Vakuolen des G.H. und der N.Z. haben den Farbstoff diffus oder in Krümelform gespeichert.

III. Die Aufnahme des „lipoid“-unlöslichen Farbstoffes Rhodamin S durch die gerbstoffführende pflanzliche Zelle.

Der aus Dimethyl-m-aminophenol und Bernsteinsäureanhydrid hervorgehende Farbstoff Rhodamin S ist in hydrophoben organischen Lösungsmitteln unlöslich (vgl. Strugger, Taf. I, Fig. 5). In der Konzentration 1:10000 ging nur aus den stark alkalischen Pufferlösungen in reine Ölsäure eine ganz geringe Spur des Farbstoffes hinein, während in Toluol und Chloroform auch nicht die geringste Färbung der organischen Phase auf eine Löslichkeit hindeutete (vgl. Drawert 1939). Nach dem Ausschütteln einer wässrigen Lösung von der Konzentration 1:1000 mit Chloroform war in der wässrigen Phase keine Abnahme der Farbintensität zu beobachten, jetzt fluoreszierte aber das Chloroform schwach grünlichgelb. Mit Toluol und ebenso mit Toluol + Ölsäure ausgeschüttelt, blieb auch in dieser Farb-

stoffkonzentration die organische Phase vollkommen farblos. Entsprechend der Unlöslichkeit in hydrophoben organischen Lösungsmitteln wurde das Rhodamin S auch nicht von der lebenden gerbstofffreien Pflanzenzelle aufgenommen.

Anders verhält sich aber die gerbstoffhaltige pflanzliche Zelle. Ich führte Versuche mit *Spirogyra spec.*, *Sempervivum holochrysum*,



Fig. 3. *Spirogyra* in Rhodamin S 1:10 000 in destilliertem Wasser gelöst. Farbstoff in Krümelform ausgefallen. Da die Farbstoffkrümel immer eine Brownsche Molekularbewegung ausführen, sind die Farbstoffaggregate in der Aufnahme unscharf.

Doronicum caucasicum, *Impatiens noli tangere*, *I. parviflora* und *I. Sultani* durch. Auch die Schleimzellen in den Blättern von *Helodea densa* und die schleimführenden Raphidenzellen von *Impatiens noli tangere*

verhielten sich den gerbstoffhaltigen Zellen entsprechend. Die gerbstoffführenden Zellen speicherten das Rhodamin S diffus oder in Krümelform in ihren Vakuolen (vgl. Fig. 3 und 4). Die Aufnahme erfolgte allerdings langsamer als die Aufnahme

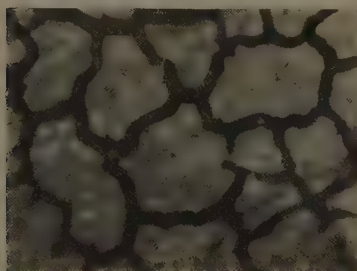


Fig. 4. Teil des Schwammparenchyms eines Blattes von *Impatiens parviflora* mit elektiver Färbung des Gerbstoffhorizontes durch Rhodamin S 1:10 000 in destilliertem Wasser gelöst.

etwa von Neutralrot oder Toluidinblau durch die gerbstoffhaltigen Zellen. Dementsprechend reagierte aber auch im Modellversuch mit Gerbsäure- oder Tanninlösungen der Farbstoff viel träger. Erst nach 24 Stunden konnte im Modellversuch eine eindeutige Reaktion beobachtet werden. In stark sauren Gebiet bei pH 2 war selbst nach 48 Stunden die Lösung noch vollkommen klar und lief ohne Rückstand durch ein Filter, ebenso ver-

hielt sich auch die stark alkalische Farbstofflösung nach Zusatz von Tanninen (bei pH 11,5).

In Abhängigkeit von der C_H konnten folgende Ergebnisse nach 3—5 stündigem Aufenthalt in den Farblösungen erzielt werden.

pH 2.

Sempervivum: tot, G.H. und N.Z. diffuse Inhaltsfärbung.

Helodea densa: sehr starke Membranfärbung, Zellen zeigen zum Teil noch Plasmaströmung, Schleimzellen zum Teil mit gefärbten Vakuolen.

Spirogyra: Im Zellinnern Farbstoffkrümel, außerdem die Ränder der Chlorophyllbänder rot gefärbt, Zellen am Absterben.

pH 3—8,5.

Sempervivum: Vakuolen des G.H. und der N.Z. diffus oder in Krümelform gefärbt. Die farblosen Epidermiszellen zeigen normale Plasmaströmung.

Helodea: Schleimzellen gute Vakuolenfärbung. Von pH 3—4 auch noch die Membranen gefärbt, sonst alles farblos.

Spirogyra: Das Zellinnere hat den Farbstoff stark in Krümelform gespeichert (s. Fig. 3). Von pH 3—5 sind auch die Membranen, vor allem die Quermembranen der Zellen gefärbt.

pH 9—11,5.

Sempervivum: Vakuolen des G.H. und der N.Z. haben den Farbstoff in Krümelform gespeichert, allerdings nicht mehr so stark wie zwischen pH 3—8,5. Mit abnehmender C_H wird die Speicherung immer schwächer, im stark alkalischen Gebiet sind die Zellen abgestorben und kaum noch gefärbt.

Helodea: Zellen tot, alles farblos, in einigen Blättern nur noch die desorganisierten Schleimzellen schwach gefärbt.

Spirogyra: Farbstoff im Zellinnern in Krümelform ausgefallen. Erst über pH 10,5 Zellen zum Teil geschädigt.

Doronicum caucasicum speicherte den Farbstoff in erster Linie in den Vakuolen der Epidermiszellen, und zwar in Krümelform. Von *Impatiens noli tangere*, *I. parviflora* und *I. Sultanii* nahmen vor allem die Vakuolen der Zellen des Gerbstoffhorizontes das Rhodamin S auf und bei der ersten Art auch die Raphidenzellen. Die farblosen Raphidenbündel werden nach der Färbung von einem stark rot gefärbten Schleim umgeben. Die Raphidenzellen in den Blättern von *Impatiens parviflora* wiesen dagegen nie, auch nach längerem Verweilen in der Farbstofflösung, eine Färbung auf. Es sei noch darauf hingewiesen, daß auch in *Gallium mollugo* nach Angaben von Weber (1927) die im Mesophyll liegenden Raphidenzellen Neutralrot besonders stark vital speichern.

IV. Der Einfluß von Harnstoff, Traubenzucker und anorganischen Salzen auf die Aufnahme von Rhodamin S durch die lebende Pflanzenzelle.

Von der Frage der Permeabilität aus gesehen, war es nun nahelegend zu prüfen, ob organische und anorganische Verbindungen von kleinerem Molekulargewicht als Rhodamin S, für die der Protoplast besonders bei den plasmolytisch wirksamen Konzentrationen zum Teil schwer bzw. gar nicht permeabel ist, die Aufnahme von Rhodamin S

durch die gerbstoffhaltige Zelle beeinflussen. Zur Untersuchung kamen Harnstoff, Traubenzucker und die anorganischen Salze KCl , CaCl_2 und AlCl_3 in den Konzentrationen 10^{-6} , 10^{-5} , 10^{-4} , 10^{-3} , 10^{-2} , 10^{-1} , 0,5 und 1 vol. mol. Der Farbstoff wurde den in destilliertem Wasser gelösten Salzen in der Konzentration 1:1000 zugesetzt. Als Versuchsobjekte dienten wieder Flächenschnitte von *Sempervivum holochrysum* und *Spirogyra*-Fäden.

Die mit allen Verbindungen erhaltenen Ergebnisse waren vollkommen gleich. In sämtlichen untersuchten Konzentrationen, selbst in den stark hypertonischen, konnte weder bei Harnstoff noch bei Traubenzucker und auch nicht bei den anorganischen Salzen eine Beeinflussung der Rhodamin S-Aufnahme beobachtet werden. Auch die stark plasmolysierten gerbstoffhaltigen Zellen speicherten das Rhodamin S. Die gerbstofffreien Epidermiszellen von *Sempervivum* blieben dagegen vollkommen farblos. In den hypertonischen Harnstofflösungen trat allmählich eine Deplasmolyse ein, während sich in den Lösungen der anderen Stoffe der Plasmolysegrad auch nach längerer Zeit kaum änderte.

Der Unterschied gerbstofffreier und gerbstoffführender Zellen ließ sich besonders gut bei den Algen beobachten. Die von mir benutzten *Spirogyra*-Watten waren mit gerbstofffreien *Oedogonium*-Fäden durchsetzt, so daß neben den stark gefärbten *Spirogyra*-Zellen immer vollkommen farblose *Oedogonium*-Zellen lagen.

Das Ergebnis war insofern überraschend, da ja, wie weiter oben schon erwähnt, die als Plasmolytika benutzten Verbindungen ein kleineres Molekulargewicht als Rhodamin S besitzen, aber im Gegensatz zu dem auch praktisch lipoid-unlöslichen Rhodamin S zum Teil (Traubenzucker, CaCl_2 , AlCl_3) nicht aufgenommen werden. Nach der üblichen Terminologie wäre also der Protoplast für diese Stoffe impermeabel.

Die Molekulargewichte der benutzten Verbindungen stehen in folgenden Verhältnissen: Harnstoff = 60,1; KCl = 74,6; Traubenzucker = 180,1; CaCl_2 (ohne Kristallwasser) = 191,1; AlCl_3 (ohne Kristallwasser) = 213,4 und Rhodamin S = 374,7.

Da bei den beschriebenen Versuchen das Rhodamin S auch den plasmolytisch wirkenden Salzlösungen gleich zugesetzt war, bleibt noch die Möglichkeit offen, daß dem Farbstoff während des Plasmolyse-eintrittes beim Loslösen des Protoplasten von der Membran, vorübergehend Wege zur Verfügung stehen (Plasmolysepermeabilität), um in die Zellen eindringen zu können und mit dem Gerbstoff zu reagieren. Diese Möglichkeit ist aber durch das Ergebnis des folgenden Versuches ausgeschlossen.

Werden *Spirogyra*-Fäden in 0,5 bzw. 1 vol. mol. farblose Traubenzuckerlösungen vorplasmolysiert und nach vollständiger Plasmolyse in eine isotonische farbstoffführende Traubenzuckerlösung übertragen, so findet genau so eine Speicherung des Rhodamin S durch die plasmolysierte Zelle statt wie durch die unplasmolysierte. Gerbstofffreie *Oedogonium*-Fäden bleiben natürlich auch in diesem Fall vollkommen farblos.

V. Besprechung der Ergebnisse unter besonderer Berücksichtigung der Permeabilitätsfragen für basische Farbstoffe.

a) Das unterschiedliche Verhalten der Moleküle des Farbsalzes und der Farbbase, sowie der Ionen des Farbsalzes bei der Aufnahme durch hydrophobe organische Lösungsmittel und durch die pflanzliche Zelle.

In Tabelle 2 sind die mit den wichtigsten Farbstoffen erhaltenen Ergebnisse nochmals kurz zusammengefaßt. Wie aus der Tabelle hervorgeht, besteht die für Prune pure und die Rhodamine schon früher festgestellte Parallelität zwischen Wanderung des Farbstoffes, seiner Löslichkeit in neutralen, bzw. freie Ölsäure enthaltenden organischen Lösungsmitteln und seiner Aufnahme (Speicherung) durch die lebende pflanzliche Zelle ganz allgemein bei den basischen Farbstoffen.

Sofern die Farbstoffe stark dissoziiert sind und im elektrischen Feld wandern, speichern nur die Zellulosemembranen, sobald ihr isoelektrischer Punkt (IEP) nach der alkalischen Seite hin überschritten ist — sie also elektronegativ geladen sind —, elektroadsorptiv die Farbkationen. Wie aus Tabelle 2, Rubrik I und VI zu entnehmen ist, stimmt bei den meisten Farbstoffen die Membranfärbung mit der bevorzugten Wanderung zur Kathode gut überein. In diesen pH-Gebieten sind die Farbstoffe, wie ein Vergleich der Rubriken I, VI und Va in Tabelle 2 ergibt, in den neutralen organischen Lösungsmitteln (z.B. Toluol) nicht löslich. Ganz anders verhält sich aber Toluol, dem Ölsäure zugesetzt wird. In meinen Versuchen benutzte ich im allgemeinen ein Mischungsverhältnis von 1:1, aber auch schon ganz geringe Zusätze von Ölsäure erhöhen die Lösungsaffinität des Toluols für basische Farbstoffe ganz bedeutend. Chloroform zeigt entweder dieselben Eigenschaften wie reines Toluol oder nimmt eine Mittelstellung zwischen Toluol und Toluol + Ölsäure ein.

Entsprechend der unterschiedlichen Löslichkeit der basischen Farbstoffe in den drei untersuchten organischen Lösungsmitteln, verhalten sich auch die einzelnen Pflanzenzellen bei der Farbstoffaufnahme verschieden. So geht die Farbstoffspeicherung der Oberepidermiszellen

Tabelle 2.

Es bedeuten: Die Zahl vor dem Namen des Farbstoffes seine Nummer im Versuchsprotokoll auf S. 162—174. Die in Klammern beigefügten Zahlen beziehen sich auf die Farbstoffgruppen in Tabelle 1 auf S. 160. Die Anzahl der Kreuze gibt die Farbintensität an, — = ungefärbt.

Farbstoff	pH	I Membran		II Vakuole		III Kern	IV Cytoplasma	V Verteilung zwischen					VI Wanderung		
								a					Kathode	Anode	
		O. E.	U. E.	O. E.	U. E.	O. E.	O. E.	Wasser	Toluol	Wasser	Chloro- form	Wasser	Toluol + Oxalure		
3. Anilinblau (II, b, 2)	2,0	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	+	—	+	—
	3,0	+	+	—	—	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—
	5,0	+	+	—	—	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—
	7,0	+	+	—	—	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—
	8,5	+	+	+	+	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—
	10,0	+	+	+	+	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—
11,5	+	—	—	—	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—	
4. Anilin- fuchsin (II, b, 3)	2,0	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	+	—	+	—
	3,0	+	+	—	—	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—
	5,0	+	+	—	—	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—
	7,0	+	+	—	—	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—
	8,5	+	+	+	+	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—
	10,0	+	+	+	+	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—
11,5	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—	
5. Anilingrün (II, b, 4)	2,0	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	+	—	+	—
	3,0	+	+	—	—	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—
	5,0	+	+	—	—	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—
	7,0	+	+	—	—	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—
	8,5	+	+	+	+	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—
	10,0	+	+	+	+	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—
11,5	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—	
7. Azur I (V, 1)	2,0	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	+	—	+	—
	3,0	+	+	—	—	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—
	5,0	+	+	—	—	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—
	7,0	+	+	—	—	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—
	8,5	+	+	+	+	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—
	10,0	+	+	+	+	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—
11,5	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—	
9. Brillant- kresylblau (IV, 1)	2,0	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	+	—	+	—
	3,0	+	+	—	—	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—
	5,0	+	+	—	—	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—
	7,0	+	+	—	—	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—
	8,5	+	+	+	+	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—
	10,0	+	+	+	+	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—
11,5	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	+	+	+	—	

Tabelle 2. 1. Fortsetzung.

Farbstoff	pH	I Membran		II Vakuole		III Kern		IV Cytoplasma		V Verteilung zwischen					VI Wanderung	
		O. E.		O. E.		O. E.		O. E.		a		b		c		Anode
		O. E.	U. E.	O. E.	U. E.	O. E.	U. E.	O. E.	U. E.	Wasser	Toluol	Wasser	Chloro- form	Wasser	Toluol + Ossäure	Kathode
10. Chrysoidin (I, 1)	2,0	-	+	-	-	-	-	-	-	++	++	++	++	++	++	++
	3,0	++	++	-	+	-	+	-	+	++	++	++	++	++	++	++
	5,0	++	++	-	++	-	++	-	++	++	++	++	++	++	++	++
	7,0	-	-	-	++	-	++	-	++	-	++	-	++	-	++	++
	8,5	-	-	-	++	-	++	-	++	-	++	-	++	-	++	++
11. Gessl- schviolett (IV, 2)	2,0	-	+	-	-	-	-	-	-	++	++	++	++	++	++	++
	3,0	++	++	-	-	-	-	-	-	++	++	++	++	++	++	++
	5,0	++	++	-	+	-	+	-	+	++	++	++	++	++	++	++
	7,0	++	++	-	++	-	++	-	++	++	++	++	++	++	++	++
	8,5	-	-	-	++	-	++	-	++	-	++	-	++	-	++	++
14. Echt- neublau (III, 1)	2,0	-	+	-	-	-	-	-	-	++	++	++	++	++	++	++
	3,0	++	++	-	+	-	+	-	+	++	++	++	++	++	++	++
	5,0	++	++	-	++	-	++	-	++	++	++	++	++	++	++	++
	7,0	++	++	-	++	-	++	-	++	++	++	++	++	++	++	++
	8,5	-	-	-	++	-	++	-	++	-	++	-	++	-	++	++
16. Gentiana- violett (II, b, 8)	2,0	-	+	-	-	-	-	-	-	++	++	++	++	++	++	++
	3,0	++	++	-	+	-	+	-	+	++	++	++	++	++	++	++
	5,0	++	++	-	++	-	++	-	++	++	++	++	++	++	++	++
	7,0	++	++	-	++	-	++	-	++	++	++	++	++	++	++	++
	8,5	-	-	-	++	-	++	-	++	-	++	-	++	-	++	++
20. Kristall- violett (II, b, 10)	2,0	-	+	-	-	-	-	-	-	++	++	++	++	++	++	++
	3,0	++	++	-	+	-	+	-	+	++	++	++	++	++	++	++
	5,0	++	++	-	++	-	++	-	++	++	++	++	++	++	++	++
	7,0	++	++	-	++	-	++	-	++	++	++	++	++	++	++	++
	8,5	-	-	-	++	-	++	-	++	-	++	-	++	-	++	++
	10,0	-	-	-	++	-	++	-	++	-	++	-	++	-	++	++
	11,5	-	-	-	++	-	++	-	++	-	++	-	++	-	++	++

Tabelle 2. 2. Fortsetzung.

Farbstoff	pH	I Membran		II Vakuole		III Kern	IV Cytoplasma	V Verteilung zwischen						VI Wanderung	
								a		b		c		Kathode	Anode
		O. E.	U. E.	O. E.	U. E.	O. E.	O. E.	Wasser	Toluol	Wasser	Chloro- form	Wasser	Toluol+ Ölsäure		
23. Methylgrün (II, b, 12)	2,0	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—
	3,0	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—
	5,0	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—
	7,0	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—
	8,5	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—
	10,0	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—
11,5	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—	
24. Methyl- violett (II, b, 13)	2,0	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—
	3,0	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—
	5,0	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—
	7,0	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—
	8,5	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—
	10,0	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—
11,5	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—	
25. Neutralrot (III, 4)	2,0	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—
	3,0	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—
	5,0	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—
	7,0	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—
	8,5	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—
	10,0	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—
11,5	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—	
26. Nitblau- sulfat (IV, 3)	2,0	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—
	3,0	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—
	5,0	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—
	7,0	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—
	8,5	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—
	10,0	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—
11,5	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—	
28. Pyronin (II, c, 1.)	2,0	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—
	3,0	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—
	5,0	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—
	7,0	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—
	8,5	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—
	10,0	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—
11,5	—	—	—	—	—	—	+++++	—	++	++	++	—	+++++	—	

Tabelle 2. 3. Fortsetzung.

Farbstoff	pH	I Membran		II Vakuole		III Kern	IV Cytoplasma	V Verteilung zwischen					VI Wanderung	
		O. E.		U. E.		O. E.	O. E.	a		b		c	Kathode	Anode
		O. E.	U. E.	O. E.	U. E.	O. E.	Wasser	Toluol	Wasser	Chloro- form	Wasser	Toluol + Ölsäure		
35. Thionin pur. (V, 2)	2,0	+	+	—	—	—	—	+	+	—	+	—	+	—
	3,0	+	+	—	—	—	—	+	+	—	+	—	+	—
	5,0	+	+	—	—	—	—	+	+	—	+	—	+	—
	7,0	+	+	+	+	—	—	+	+	—	+	—	+	—
	8,5	+	+	+	+	—	—	+	+	—	+	—	+	—
36. Thionin- blau GO (V, 3)	2,0	+	+	—	—	—	—	+	+	—	+	—	+	—
	3,0	+	+	—	—	—	—	+	+	—	+	—	+	—
	5,0	+	+	—	—	—	—	+	+	—	+	—	+	—
	7,0	+	+	+	+	—	—	+	+	—	+	—	+	—
	8,5	+	+	+	+	—	—	+	+	—	+	—	+	—
37. Toluidin- blau (V, 4)	2,0	+	+	—	—	—	—	+	+	—	+	—	+	—
	3,0	+	+	—	—	—	—	+	+	—	+	—	+	—
	5,0	+	+	—	—	—	—	+	+	—	+	—	+	—
	7,0	+	+	+	+	—	—	+	+	—	+	—	+	—
	8,5	+	+	+	+	—	—	+	+	—	+	—	+	—
38. Verilamin- blausalz B (I, 4)	2,0	+	+	—	—	—	—	+	+	—	+	—	+	—
	3,0	+	+	—	—	—	—	+	+	—	+	—	+	—
	5,0	+	+	—	—	—	—	+	+	—	+	—	+	—
	7,0	+	+	+	+	—	—	+	+	—	+	—	+	—
	8,5	+	+	+	+	—	—	+	+	—	+	—	+	—
39. Vesvin (Bismarck- braun) (I, 5)	2,0	+	+	—	—	—	—	+	+	—	+	—	+	—
	3,0	+	+	—	—	—	—	+	+	—	+	—	+	—
	5,0	+	+	—	—	—	—	+	+	—	+	—	+	—
	7,0	+	+	+	+	—	—	+	+	—	+	—	+	—
	8,5	+	+	+	+	—	—	+	+	—	+	—	+	—
	10,0	—	—	—	—	—	—	+	+	—	+	—	+	—
	11,5	—	—	—	—	—	—	+	+	—	+	—	+	—

ruhender Zwiebeln häufig der Löslichkeit des Farbstoffes in Toluol bzw. Chloroform parallel. Die Farbstoffaufnahme der gerbstoffführenden Zellen, z. B. von *Spirogyra*, weist dagegen Beziehungen zu der Löslichkeit des Farbstoffes in freie Ölsäure enthaltenden organischen Lösungsmitteln auf. Zwischen diesen beiden extremen Fällen liegen dann die Zellen, die mehr oder weniger freie Fettsäuren in ihrem Zellsaft führen, wie die Unter-epidermis oder die Oberepidermis treibender Zwiebeln von *Allium cepa*.

Diese Unterschiede in der Affinität der einzelnen Lösungsmittel zu den basischen Farbstoffen, sowie die unterschiedliche Speichermöglichkeit der verschiedenen Zellarten ist wohl zum Teil auf die elektrische Dissoziation und die hydrolytische Spaltung der Farbstoffe zurückzuführen. Je nach der Wasserstoffionenkonzentration ist ein basischer Farbstoff als Ion, als Molekül des Farbsalzes, als Molekül der Farbbase oder als Gemisch dieser einzelnen Teile vorhanden. An dem Azinfarbstoff Neutralrot sollen die wahrscheinlich vorliegenden Verhältnisse näher erklärt werden.

Der Farbstoff Neutralrot zeichnet sich durch zwei Umschlagspunkte in seinem Farbton aus. Unter pH 1,5—2 ist die Farblösung violett, von pH 2—7 rot, über pH 8 nach der alkalischen Seite gelb. Ohne hier auf die einzelnen Theorien über die Farbtonänderung einzugehen, halte ich es für am wahrscheinlichsten, daß entsprechend der Ostwaldschen Definition (vgl. Kolthoff 1926, Nernst 1926, S. 609, s. auch Czaja 1937, S. 108) die Farbtöne durch den verschiedenen Gehalt der Farblösungen an Ionen und Molekülen des Farbsalzes und der Farbbase bedingt werden. Fig. 5 soll die vorliegenden Verhältnisse für Neutralrot erläutern.

Die einzelnen Bestandteile der Farblösungen unterscheiden sich nicht nur durch ihre Färbung, sondern auch durch ihre Löslichkeit in mehr oder weniger hydrophoben organischen Flüssigkeiten. So sind in den neutralen organischen Lösungsmitteln, wie Toluol oder ganz reinem Olivenöl, meist nur die Moleküle der Farbbase löslich (vgl. dazu auch Czaja 1936, S. 566). Die freie Ölsäure enthaltenden organischen Lösungsmittel nehmen dagegen außer den Molekülen der Farbbase auch die Moleküle des Farbsalzes auf. Bei Neutralrot ist dieser Unterschied schon an dem Farbton des in den organischen Phasen gelösten Farbstoffes zu erkennen. Während das reine Toluol den Farbstoff mit gelbem Farbton löst, nimmt das Ölsäure enthaltende Toluol das Neutralrot mit zinnoberrotem Farbton auf. Die Ionen des Farbsalzes scheinen demnach weder in neutralen noch in ölsäurehaltigen hydrophoben organischen Flüssigkeiten löslich zu sein.

Ob die bessere Löslichkeit der basischen Farbstoffe in ölsäurehaltigen Lösungsmitteln nur auf einer chemischen Reaktion beruht, etwa auf Bildung eines ölsäuren Farbsalzes, das eine größere Löslichkeit besitzt, wie Nirenstein (1920) annimmt, will ich dahingestellt sein lassen. Ich glaube eher, daß außer chemischen Reaktionen die etwa zu Toluol zugefügte freie Ölsäure die Dielektrizitätskonstante des Lösungsmittels ändert und dadurch dessen Affinität zu den Molekülen des Farbsalzes erhöht.

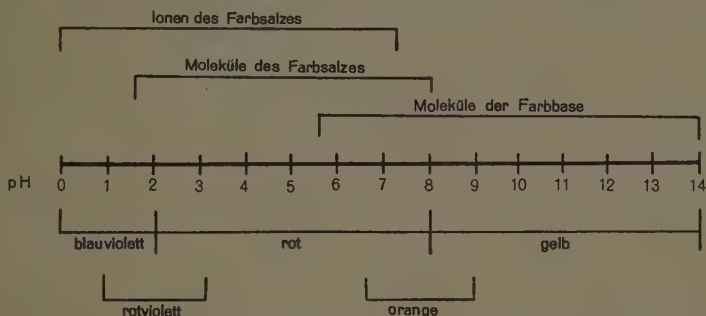


Fig. 5. Die wahrscheinlichen Dissoziationsverhältnisse des Neutralrotes. Zwischen pH 0 und 2 liegt der Farbstoff in vollkommen dissoziierter Form vor. Der Farbton der Lösungen ist in diesem pH-Gebiet blauviolett. Von pH 8—14 sind nur undissoziierte Moleküle der Farbbase vorhanden. Die Lösungen haben einen gelben Farbton und sind unbeständig. In dem zwischen den beiden Umschlagspunkten liegenden C_H -Bereich (pH 2—8) sind neben Farbkationen und Molekülen der Farbbase (letztere nur nach der alkalischen Seite hin) auch noch undissoziierte Moleküle des Farbsalzes in Lösung. Der Farbton ändert sich je nach dem Mischungsverhältnis der drei Anteile von rotviolett (sauer) über rot nach rotgelb (alkalisch).

Man muß aber natürlich auch die Möglichkeit eines Ionenaustausches berücksichtigen, zumal durch die freie Ölsäure die Wasserstoffionenkonzentration der organischen Phase erhöht wird. Die Annahme eines Ionenaustausches zwischen beiden Phasen würde praktisch der Annahme Nirensteins gleichzusetzen sein.

Die pflanzlichen Zellen verhalten sich genau so wie die organischen Lösungsmittel. Die an freien Fettsäuren bzw. Gerbstoffen arme Zelle kann in erster Linie nur die Moleküle der Farbbase aufnehmen, die freie Fettsäuren oder Gerbstoffe enthaltende Zelle speichert dagegen auch die Moleküle des Farbsalzes sehr stark. Die Ionen des Farbsalzes werden entsprechend ihrer Unlöslichkeit in hydrophoben organischen Flüssigkeiten von der lebenden Zelle nicht aufgenommen. Nur die Zellulosewand speichert die Farbkationen unter geeigneten Bedingungen elektroadsorptiv. Die Entscheidung, ob eventuell auch der Zellinhalt auf dem Wege des Ionenaustausches Farbkationen aufnehmen kann, muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Meiner Auffassung, daß eine um so stärkere Farbstoffspeicherung zu beobachten ist, je mehr freie Säuren im Zellsaft vorhanden sind, stehen die Angaben Pfeffers (1886, S. 286f. und 1897, S. 107) gegenüber. 1897, S. 107 schreibt Pfeffer: „Durch eine Produktion von Säure vermag also die Pflanze selbsttätig eine Entfernung des Farbstoffes herbeizuführen (wie es z. B. bei *Spirogyra* der Fall ist) und einen solchen Erfolg müssen auch diejenigen äußeren Eingriffe haben, die eine entsprechende Säurebildung in der Pflanze veranlassen“. Da Pfeffer auf Grund von Versuchen mit Methylenblau zu dieser Auffassung gekommen ist, will ich in dieser Arbeit noch nicht auf die Unstimmigkeit eingehen, sondern erst in einer folgenden Mitteilung, die ausschließlich dem Methylenblau gewidmet sein soll.

b) Die Erklärung der unterschiedlichen Lage des von der C_H des Außenmediums abhängigen Umschlagpunktes Membran/Vakuolenfärbung mit den Dissoziationsverhältnissen der Farbstoffe und den verschiedenen Speichermöglichkeiten der einzelnen Zellen.

Aus der Erkenntnis, daß der Protoplast bzw. die Vakuole der lebenden Zelle nur die Moleküle der Farbbase bzw. des Farbsalzes aufnehmen können, und die gewöhnliche Zellulosewand nur das Farbkation elektroadsorptiv binden kann, erklärt sich ohne weiteres der von Irwin, Strugger, Drawert u. a. Autoren beschriebene, von der C_H abhängige Umschlag zwischen Membran- und Vakuolenfärbung.

In dem C_H -Gebiet, in dem die basischen Farbstoffe auf Grund ihrer hydrolytischen Spaltung nur als elektrisch neutrale Moleküle der Farbbase vorliegen, färbt sich der Zellinhalt — etwa die Vakuole —, nie die Zellulosemembran (anders verhalten sich natürlich Zellulosemembranen, die mit Stoffen imprägniert sind, die zu den Farbstoffen chemische Affinitäten besitzen, etwa die Membranen vieler Moosblättchen, vgl. Drawert 1937 b, S. 107 u. f.). Ein Vergleich der Rubriken I, II, III, IV und VI in Tabelle 2 belegt diese Auffassung. Farbstoffe wie Gentianaviolett und Kristallviolett, die eine Ausnahme zu machen scheinen (vgl. Tabelle 2, Farbstoff Nr. 16 und 20), sind wahrscheinlich Farbstoffgemische, oder diese Farbstoffe besitzen in einem großen C_H -Bereich neben Ionen auch Farbsalzmoleküle, die in diesem Fall auch in neutralen hydrophoben organischen Flüssigkeiten eben so leicht löslich sind, wie die Moleküle der Farbbase.

Im stärker sauren C_H -Gebiet ist der Farbstoff dagegen weitgehend dissoziiert. Die vorhandenen Farbkationen färben die Zellulosemembran elektroadsorptiv. Die etwa noch vorliegenden Farbsalzmole-

küle werden von fettsäuren- und gerbstofffreien Zellen nicht aufgenommen. Die Zellen weisen also nur eine reine Membranfärbung auf. Entsprechend der Auffassung von Czaja (1937, S. 108) muß für die fettsäure- und gerbstofffreie Zelle der Umschlagspunkt von der Membran- zur Vakuolenfärbung mit dem Farbumschlagspunkt des Farbstoffes zusammenfallen. Dies trifft auch z. B. in der Oberepidermis der vollkommen ruhenden Zwiebel von *Allium cepa* bei der Verwendung von Neutralrot nach den Angaben von Strugger (1936) ungefähr zu (Umschlagsbereich des Neutralrotes zwischen 6,8—8,0; Umschlagspunkt zwischen Membran-Vakuolenfärbung bei pH 7,1).

Für die lebenden Wurzelhaare von *Trianea bogotensis* fand Strugger (1935) den Umschlagspunkt Membran/Vakuolenfärbung bei pH 6,4. Aus dieser Differenz der Lage der beiden Umschlagspunkte schließt Strugger (1936, S. 64), „daß für die Lage des Umschlagspunktes nicht etwa eine physikalische Konstante des Farbstoffes, sondern daß bestimmte Eigenschaften der Zellen für den Umschlagspunkt verantwortlich sind. Jeder Zelle kommt wohl unter bestimmten physiologischen Bedingungen ein verschiedener Umschlagspunkt zu“. Dazu schreibt Czaja (1937, S. 110) „Die Differenz der individuellen Umschlagspunkte wird man sicher mit Strugger den jeweiligen besonderen Eigenschaften der einzelnen Zellwände zuschreiben müssen. Daß bei Neutralrot die Erscheinung aber überhaupt auftritt, wird man nach dem oben gesagten in den Eigenschaften des Farbstoffes suchen müssen“. Vgl. hierzu auch die Angaben von Kobs, Edna und Robbins (1936) über die Abhängigkeit der Giftwirkung saurer und basischer Farbstoffe auf Pilze in Abhängigkeit von der C_H der Farblösung.

Daß unter „bestimmten physiologischen Bedingungen“ jeder Zelle für Neutralrot ein verschiedener Umschlagspunkt Membran/Vakuolenfärbung zukommt, konnte Strugger (1937a) für die Wurzelspitze von *Triticum vulgare* und ich (Drawert 1937c) für die Oberepidermen angetriebener Zwiebeln zeigen (für Methylenblau vgl. Drawert und Strugger 1938). Bei *Triticum* lagen die Umschlagspunkte je nach Alter der Zellen in dem Bereich pH 3,4—7,62 und für *Allium* bei pH 3,2—7,1.

Die Zellwand (Strugger 1935, 1936; Czaja 1937) ist allerdings nach den in dieser Arbeit mitgeteilten Befunden nicht allein für diese Unterschiede verantwortlich zu machen, ebenso wenig aber auch Umladungserscheinungen an den Plasmagrenzflächen (Strugger 1937, S. 203) oder Unterschiede in der Höhe der elektrostatischen Potentiale Membran-Vakuole (Drawert 1937b, S. 118, 119). Es trifft wohl die zweite von mir gegebene Erklärung (Drawert 1937b, S. 119) zu,

daß außer dem elektronegativen Potential der Zellwand die durch Lipide, Gerbstoffe und andere zelleigene Substanzen bedingte Speichereignsfähigkeit des Protoplasten bzw. der Vakuole ausschlaggebend ist (vgl. auch Drawert 1937c und Drawert u. Strugger 1938). Aus den früher für die Rhodamine gemachten Mitteilungen (Drawert 1939) und den in dieser Arbeit veröffentlichten Befunden ist außer den physikalischen Konstanten der Farbstoffe der Gehalt der Vakuole an freien Fettsäuren und Gerbstoffen für die aufgefundenen verschiedenen Umschlagspunkte Membran/Vakuolenfärbung verantwortlich zu machen. Auf alle Fälle spielen keine Permeabilitätsänderungen etwa im Sinne Endlers (1911, 1912) eine ausschlaggebende Rolle.

Die lebende Pflanzenzelle wird durch den Gehalt an freien Fettsäuren bzw. Gerbstoffen befähigt, auch die Moleküle des Farbsalzes aufzunehmen. Dadurch wird der Umschlagspunkt Membran/Vakuolenfärbung um so weiter nach der sauren Seite verschoben, je größer der Gehalt der Zellen an diesen ausgezeichneten Stoffen ist. Ob die Menge der farbstoffspeichernden Stoffe beim Übertragen der Zellen in die Farblösung ebenso groß ist wie nach der Färbung oder ob durch den Eintritt der ersten Farbstoffmoleküle und die dadurch bedingte Gleichgewichtsstörung erst farbstoffspeichernde Fettsäuren frei werden, will ich hier noch nicht erörtern, da vorläufig die experimentellen Grundlagen zur Entscheidung dieser Frage fehlen.

Aus der Ionen und Moleküle des Farbsalzes im Gleichgewicht enthaltenden Farblösung speichert die fettsäureführende Pflanzenzelle begierig die Moleküle; d. h. die Anzahl der Moleküle muß in der Farblösung an der Grenze zwischen Membran und Plasmaoberfläche abnehmen. Nach dem Massenwirkungsgesetz treten aber, entsprechend der Verringerung undissoziierter Moleküle, Ionen zur Aufrechterhaltung des Gleichgewichtszustandes zu undissoziierten Molekülen zusammen, d. h. die Umgebung der Membranen ist in diesem Fall immer arm an Farbkationen. Es unterbleibt also zunächst eine Anfärbung der Zellwand, und wir haben eine reine Vakuolen- bzw. Plasmafärbung. Sobald aber die farbstoffspeichernden Substanzen in der Zelle nach mehr oder weniger langem Aufenthalt der Zelle in der Farblösung abgesättigt sind, beginnt sich, wenn die C_H der Farblösung unterhalb des Umschlagspunktes des Farbstoffes nach der sauren Seite hin liegt, allmählich auch die Membran zu färben.

In toten Zellen, bei denen die farbstoffspeichernden Bestandteile des lebenden Zellinhaltes als „Molekülfänger“ wegfallen, sind ent-

sprechend der Dissoziation des Farbstoffes natürlich die Membranen von ihrem IEP bis zum Umschlagspunkt gefärbt. Daß bei lebenden Zellen tatsächlich die farbstoffspeichernden Substanzen im sauren Gebiet eine Anfärbung der Membranen verhindern, zeigen sehr schön Zwiebel-epidermisstücke, die neben lebenden Zellen auch Areale mit toten Zellen aufweisen, wie z. B. in den Figuren 3 und 4 auf S. 62 in der Arbeit von Strugger (1936) wiedergegeben wird. Man vergleiche in dieser Beziehung auch die von Strugger (1936, S. 63) gemachten Angaben über die allmähliche Entfärbung der Membranen toter Zellen in Leitungswasser durch die angrenzenden reine Vakuolenfärbung besitzenden lebenden Zellen.

In den fettsäurehaltigen Zellen müßte also eigentlich der Umschlagspunkt Membran/Vakuolenfärbung mit dem pH-Wert zusammenfallen, in dem der Übergang zwischen dem vollkommen dissoziierten Zustand des Farbstoffes zu dem nur teilweise dissoziierten Zustand stattfindet. — (Die meisten basischen Farbstoffe scheinen über einen sehr weiten pH-Bereich hin nur teilweise dissoziiert zu sein, Neutralrot z. B. ungefähr zwischen pH 2—7,5.) — In Wirklichkeit finden wir aber bei Neutralrot die Umschlagspunkte Membran/Vakuolenfärbung über das Gebiet pH 3—7,5 verstreut liegen. Diese Unterschiede erklären sich wohl erstens durch den Grad der Farbstoffdissoziation und zweitens durch die Qualität und Quantität der farbstoffspeichernden Stoffe im Zellinnern. Mit steigender CH der Farblösung nehmen die Ionen zu und die Moleküle ab.

Zwischen der Membran und der Vakuole besteht nun in dem zwischen dem IEP der Membran und dem 2. Umschlagspunkt des Farbstoffes liegenden pH-Gebiet eine Konkurrenz. Die Membran strebt die Farbkationen elektroadsorptiv zu binden, und der Zellinhalt will die Farbsalzmoleküle speichern. Dabei spielt auch die Frage eine Rolle, in welchem Mengenverhältnis Ionen und Moleküle in der Farblösung vorhanden sind. Ist nun die Speicherungsfähigkeit des Zellinhaltes größer als die elektrostatische Anziehungskraft der Wand, so färbt sich nur die Vakuole, und die Membran bleibt auf Grund des Massenwirkungsgesetzes zunächst farblos, wie schon weiter oben erläutert wurde. Übertrifft aber umgekehrt die elektrostatische Anziehungskraft der Membran die Speicherungsfähigkeit des Zellinhaltes, dann kommt es zunächst nur zu einer reinen Membranfärbung; denn jetzt müssen ja nach dem Massenwirkungsgesetz, entsprechend der adsorbierten Ionenzahl, weitere Moleküle in Ionen zerfallen und die Vakuole farblos bleiben. Erst wenn die elektrischen Ladungen der Membranen neutralisiert sind,

kann dann auch noch die Vakuole sich langsam anfärben. Ich möchte aber noch darauf hinweisen, daß natürlich auch die Möglichkeit eines Ionenaustausches besteht, der die hier entwickelte einfache Erklärung komplizieren kann.

In gewisser Beziehung können wir zwischen dem Verhalten der Membran und dem der Vakuole in bezug auf den Farbstoff bei den verschiedenen pH-Werten eine Parallele ziehen zu der Verteilung des Farbstoffes zwischen einer wässerigen und einer hydrophoben organischen Phase, wie sie in Tabelle 2 Rubrik Va, b und c wiedergegeben sind. Der wässerigen Phase würde die Membran entsprechen und der organischen die Vakuole (bzw. das Plasma). Für den Farbstoff Thionin pur. liegt nach Tabelle 2, Nr. 35, Rubrik Va im Modellversuch der Umschlagpunkt bei Toluol wässrige/organische Phase bei pH 10, für Toluol + Ölsäure nach Rubrik Vc dagegen bei pH 5. Dementsprechend liegt der Umschlagpunkt Membran/Vakuolenfärbung bei den Epidermiszellen von *Allium* nach Tabelle 2, Rubrik I und II zwischen pH 8,5 und 10 und bei den Zellen des Gerbstoffhorizontes von *Sempervivum holochrysum* nach den S. 172 gemachten Angaben bei pH 5.

Kurz zusammengefaßt können wir also sagen: ob ein Farbstoff bei den einzelnen pH-Werten seiner Lösung nach Kurzfärbungen die Membran oder die Vakuole (bzw. das Plasma) färbt, hängt erstens von den bei der betreffenden C_H herrschenden Dissoziationsverhältnissen des Farbstoffes und zweitens von der Qualität und Quantität des Zellinhaltes an farbstoffspeichernden Stoffen ab.

Die Erkenntnis, daß den freien Fettsäuren im Zellsaft wohl eine ausschlaggebende Bedeutung für die Höhe der Speicheringfähigkeit für basische Farbstoffe zukommt, führt auch zu einer Erklärung der von Strugger (1936, S. 64) und Borriß (1938) mitgeteilten Entfärbung der Vakuole und damit verbundener Färbung der Membranen nach längerem Liegen in schwach alkalischen Phosphatgemischen (Neutralrotfärbung). Die Phosphate werden wahrscheinlich von der Zelle aufgenommen (vgl. dazu Strugger 1939) und ändern die Speicheringfähigkeit des Zellsaftes etwa dadurch, daß die Affinität der zelleigenen Fettsäuren zu den Phosphaten größer ist als zu den Farbstoffen. Auf diese Möglichkeit weist auch Rehm (1938, S. 377) hin, indem er schreibt: „Es ist möglich, daß das eindringende Salz die Plasmastruktur und den Zellsaft so verändert, daß die Fähigkeit zur Farbspeicherung verloren geht“. Die andererseits von Borriß (1938) festgestellte Förderung der Vakuolenfärbung durch Azetatpuffer läßt sich auch auf das rasche

Eindringen der Essigsäuremoleküle und die dadurch bedingte Aziditäts-erhöhung zurückführen (vgl. auch Drawert u. Strugger 1938, S. 52). Ob in diesem Fall die Essigsäure als solche im Zellinnern als speichernder Stoff auftritt, oder ob sie durch Störung des Gleichgewichtes Fettsäuren in Freiheit setzt, müssen erst experimentelle Untersuchungen entscheiden. Ich halte das letztere für das Wahrscheinlichere.

Nach einer schwachen elektrischen Reizung der mit Neutralrot gefärbten Zwiebelepidermen (Vakuolenfärbung) beobachtete ich früher (Drawert 1937a, S. 411 u. f.) eine vitale Umwandlung der Vakuolenfärbung in eine Membranfärbung. Umrath (1937) konnte meine Befunde bestätigen. Nach den damals vorliegenden Angaben von Strugger (1935, 1936) und Colla (1934) schloß ich aus diesem Umschlag von der Vakuolen- zur Membranfärbung auf eine Ansäuerung. Ich schrieb weiter (S. 414): „Ungeklärt bleibt jedoch vorläufig, ob diese Ansäuerung nur durch eine erhöhte CO_2 -Bildung oder durch organische Säuren, die beim gesteigerten Betriebsstoffwechsel entstehen, bedingt ist“. Durch die inzwischen von mir gesammelten Erfahrungen über den Einfluß organischer Säuren im Zellsaft auf die Lage des Umschlagspunktes Membran/Vakuolenfärbung in Abhängigkeit von der Außen- C_H werden die seinerzeit erhaltenen Ergebnisse unter neue Gesichtspunkte gerückt. Der von mir damals gezogene Schluß auf eine Ansäuerung nach einer elektrischen Reizung läßt sich zum Teil nicht mehr aufrechterhalten.

Von meinem heutigen Standpunkt aus betrachtet, kann die nach elektrischer Reizung vakuolengefärbter Zwiebelepidermen auftretende Entfärbung der Vakuole und Adsorption des Neutralrotes von den vorher farblosen Zellulosemembranen durch drei Erscheinungen bedingt sein. Durch die Reizung wird 1. die Atmung erhöht und dadurch auch die C_H des Außenmediums durch austretendes CO_2 erhöht; 2. eine Erniedrigung der C_H des Zellsaftes — etwa durch die Entstehung organischer Basen — bedingt; und 3. eine Erhöhung der C_H des Zellsaftes (etwa durch organische Säuren) und des Außenmediums (durch CO_2 -Ausscheidung) herbeigeführt, wobei aber die Ansäuerung des Außenmediums bedeutend stärker sein muß als die des Zellsaftes.

Aus diesen Betrachtungen geht hervor, daß sich nach dem heutigen Stand unseres Wissens über die Membran- und Vakuolenfärbung, aus der nach einer Reizung auftretenden Änderung des Speicherungsortes keine einwandfreien Schlüsse auf die Richtung der hervorgerufenen Aziditätsverschiebungen ziehen lassen. Es erklären sich daraus auch ohne weiteres die negativen Befunde, die Bogen (1938, S. 555 u. f.) nach einer elektrischen Reizung erhalten hat.

Wie schon weiter oben erwähnt, konnte Umrath (1937) den von mir beobachteten Umschlag von der Vakuolen- zur Membranfärbung nach elektrischer Reizung an den Oberepidermen der Zwiebelschuppen von *Allium cepa* bestätigen. Dabei betont Umrath (S. 350): „Die von Drawert beschriebene rote Membranfärbung trat in den allermeisten Versuchen erst bei wesentlich stärkeren Reizen als die Aktionsströme auf . . .“. Ohne hier auf die damit zusammenhängenden reizphysiologischen Fragen einzugehen, möchte ich doch einen methodischen Einwand erheben. Umrath hat in Leitungswasser liegende Epidermen gereizt, ohne vorher zu prüfen, ob die C_H des Leitungswassers auch dem labilen Bereich des Umschlags-

punktes Membran/Vakuolenfärbung entspricht. Je näher die C_H des Außenmediums dem Umschlagspunkt Membran/Vakuolenfärbung liegt, um so kleiner kann die zur Membranfärbung führende Reizstärke sein. Je weiter die C_H des Außenmediums aber nach der alkalischen Seite vom Umschlagspunkt entfernt ist, desto größer muß natürlich die Reizstärke sein, bzw. um so langsamer tritt bei gleicher Reizstärke ein Umschlag auf, während das Auftreten der Aktionsströme wohl kaum von diesen Faktoren abhängt. Wie nötig es ist, bei solchen vergleichenden Versuchen vorher den Umschlagspunkt Membran/Vakuolenfärbung für die benutzten Zwiebelepidermen zu bestimmen, geht aus meinen Angaben (1937 c) über die verschiedene Lage des Umschlagspunktes für Neutralrot in den Oberepidermen der Zwiebelschuppen von *Allium cepa* hervor. Danach kann der Umschlagspunkt Membran/Vakuolenfärbung je nach dem Zustand der Zwiebel in dem großen Intervall von pH 3,2—7,1 liegen. Ich möchte allerdings betonen, daß in der von Umrath als Unterlage für seine Versuche verwerteten Arbeit von mir noch nicht auf diese großen Unterschiede hingewiesen worden ist.

c) Die Beziehungen der Dissoziationsverhältnisse der Farbstoffe und des unterschiedlichen Gehaltes des Protoplasmas und der Vakuole an farbstoff-speichernden Stoffen zu der Frage, ob ein Farbstoff das Protoplasma oder die Vakuole färbt.

Es soll an dieser Stelle noch auf eine andere Erscheinung eingegangen werden. Wie aus den mitgeteilten Versuchsprotokollen hervorgeht, speichert die Oberepidermis der ruhenden Zwiebel von den 40 untersuchten Farbstoffen 18 nicht in der Vakuole sondern im Protoplasten, während die Vakuole farblos bleibt. Die Unterepidermis nimmt dagegen auch 17 dieser 18 Farbstoffe nur in den Vakuolen auf. Es handelt sich um die Farbstoffe: Acridingelb, Anilingrün, Brillantgrün, Chrysoidin, Dahlia, Gentianaviolett, Jodgrün, Kristallviolett, Malachitgrün, Methylgrün, Methylviolett, Prune pure, Pyronin, Rhodamin 6G, B und 3B, Vesuvium (= Bismarckbraun) und Viktoriablau.

An diesen Farbstoffen ist auffallend, daß 12 schon unter pH 3 und nur je 2 unter pH 5 und pH 7 sowie je einer unter pH 8,5 bzw. pH 10 im Ausschüttelversuch mit Toluol + Ölsäure quantitativ von der organischen Phase gespeichert werden. Von den anderen 22 Farbstoffen fallen 2 wegen ihrer Giftigkeit bzw. Unlöslichkeit aus (Aethylviolett und Indophenol), und von den übrigen sind nur 3 unter pH 3, einer unter pH 5, dagegen 9 unter pH 7, einer unter pH 8,5 und je 6 unter bzw. über pH 11,5 in Toluol + Ölsäure quantitativ löslich. Von den 4 unter pH 3 bzw. pH 5 quantitativ löslichen Farbstoffen der letzten Gruppe konnte ich mit Diazingrün, Janusgrün und Mauvein überhaupt keine einwandfreien Färbungen des Zellinhaltes erzielen, und bei dem vierten Farbstoff, Nilblausulfat, kamen in den Oberepidermen von *Allium* neben den Zellen mit reiner Vakuolen-

färbung auch Zellen mit Cytoplasma- und Kernfärbung vor (vgl. Tab. 2. Rubrik III und IV, Farbstoff Nr. 26). Mit den Farbstoffen Janusgrün und Mauvein sind aber von anderen Autoren Plasmafärbungen beobachtet worden (vgl. Becker 1936). — In der ersten Gruppe fallen vor allem Jodgrün (pH 8,5) und Pyronin (pH 10) heraus. Jodgrün besitzt aber neben der grünen Phase noch eine blauviolett gefärbte, so daß der alkalische Umschlagspunkt wässrige/organische Phase eventuell nur scheinbar ist. Pyronin macht insofern auch eine Ausnahme, daß es nicht von der Vakuole der Unterepidermis von *Allium* gespeichert wird.

Wie ich für Prune pure und die Rhodamine mitteilte (Drawert 1938 b und 1939), speichern in angetriebenen Zwiebeln, deren Zellsaft wahrscheinlich reicher an Fettsäuren ist (vgl. Drawert 1937 c und 1938 a), auch in der Oberepidermis von *Allium* ein großer Teil der Zellen diese Farbstoffe nicht mehr im Protoplasma, sondern jetzt entsprechend der Unterepidermis in der Vakuole. Diese Erscheinung konnte ich auch für die anderen hier aufgeführten Farbstoffe mit Ausnahme des Pyronins bestätigen.

Ob ein Farbstoff in der Oberepidermis von *Allium cepa* von dem Protoplasma oder von der Vakuole gespeichert wird, entscheidet demnach: erstens seine Löslichkeit in ölsäurehaltigen organischen Flüssigkeiten, damit also seine Dissoziationsverhältnisse, und zweitens das Verhältnis zwischen Protoplasma und Zellsaft in Bezug auf den Gehalt an farbstoffspeichernden Substanzen, in erster Linie wohl an freien Fettsäuren.

Entsprechend seiner großen Löslichkeit in Toluol + Ölsäure war zu erwarten, daß der Farbstoff Diazingrün wenigstens von den Vakuolen der Unterepidermis von *Allium cepa* gespeichert wird. Ich konnte aber keine einwandfreien Ergebnisse mit dem von mir benutzten Zwiebelmaterial erhalten. Ruhland (1912, S. 381) beschreibt dagegen, daß die Unterepidermis von *Allium* im Gegensatz zur Oberepidermis das Diazingrün aufnimmt. Ich stimme auch zum Teil der Erklärung zu, die Ruhland für das unterschiedliche Verhalten der beiden Epidermen gegenüber Diazingrün gibt. Ruhland schreibt (1912, S. 381): „Daß die Unfähigkeit der oberen Epidermis, das Hydrochlorid des letzteren Farbstoffes aufzunehmen, nur in der mangelnden Speicherung seinen Grund hat, sieht man sogleich, wenn man die gespeicherte Base durch HCl in Freiheit setzt; es permeiert das hierbei sofort entstehende Hydrochlorid momentan nach außen, um von der Zellwand aufgenommen

zu werden. Die Plasmahaut ist also selbstverständlich auch für das Hydrochlorid permeabel“.

Wenn ich auch dem Grundprinzip dieser Erklärung Ruhlands zustimme, so muß ich doch einen Einwand erheben, und zwar glaube ich nicht, daß der als Farbbase gespeicherte Farbstoff nach Zusatz von HCl zu dem Außenmedium jetzt als Hydrochlorid nach außen permeiert. Das würde voraussetzen, daß die Salzsäure sehr schnell permeieren und aufgenommen werden kann. Auf Grund der starken Dissoziation der HCl ist das aber nicht zu erwarten. Es ist vielmehr anzunehmen, daß auf Grund des veränderten Verteilungskoeffizienten das Farbbasemolekül austritt und jetzt erst draußen durch die HCl in das Hydrochlorid umgewandelt wird, dissoziiert und von der Membran elektrostatisch adsorbiert wird. Nach dem Massenwirkungsgesetz muß es so natürlich zu einer schnellen Entfärbung der Vakuole kommen. Dieser Einwand ändert natürlich nichts an der Richtigkeit des Grundgedankens der Ruhlandschen Erklärung, daß das unterschiedliche Verhalten der beiden Epidermen auf verschiedenen Speicherkapazitäten beruht, und daß das Hydrochlorid als Molekül permeieren kann.

d) Die Erklärung des Einflusses anorganischer Salze auf die Aufnahme basischer Farbstoffe durch die lebende Zelle mit Dissoziationsänderungen der Farbstoffe und nicht mit Permeabilitätsänderungen der Plasmagrenzflächen.

Bei der Besprechung des Einflusses anorganischer Salze auf die Aufnahme von Prune pure und den Rhodaminen wies ich schon darauf hin (Drawert 1938b, S. 206, und 1939), daß eine Hemmung der Aufnahme nicht auf eine Permeabilitätserniedrigung der Plasmagrenzflächen oder auf eine Adsorptionsverdrängung der Farbkationen durch die Kationen der zugefügten Salze zurückzuführen ist. Ich führte aus (1938b, S. 209), daß die Salze nur den elektrischen Zustand der Farblösungen und damit die Löslichkeit in organischen Lösungsmitteln und die Speicherung durch die lebende Zelle ändern. Die vorliegende Mitteilung der an anderen Farbstoffen erhaltenen Ergebnisse, vor allem auch die Parallelen, die zwischen Modellversuchen mit neutralen und Ölsäure enthaltenden organischen Lösungsmitteln und der Speicherung fettsäure- oder gerbstofffreier bzw. diese Stoffe führender Zellen auftreten, beweisen die Richtigkeit meiner Auffassung. Die Wirkung der anorganischen Salze auf die Aufnahme basischer Farbstoffe durch das Zellinnere läßt sich auf dieselben Faktoren zurückführen, wie die Wirkung der Wasserstoffionenkonzentration.

e) Die Permeabilitätsverhältnisse des Protoplasten für die basischen Farbstoffe. Die notwendige Trennung der Begriffe Permeabilität und Aufnahmefähigkeit (in bezug auf die Zelle), bzw. Permeationsfähigkeit und Aufnehmbarkeit (in bezug auf den aufzunehmenden Stoff).

In der Einleitung zu meiner Arbeit „Über die Aufnahme und Speicherung von Prune pure durch die pflanzliche Zelle“ (1938b) betonte ich auf S. 179: „Ehe man aber aus den Vitalfärbungsversuchen einwandfreie Schlüsse, z. B. über die Permeabilitätsverhältnisse des Protoplasten ziehen kann, muß man die benutzten Farbstoffe in bezug auf ihre chemischen und physikalischen Eigenschaften, sowie die den Färbungsvorgang beeinflussenden Faktoren genau analysieren“. Ich glaube, daß ich für einen großen Teil der basischen Farbstoffe diese Forderung so weit erfüllt habe, daß ich jetzt etwas über die Permeabilitätsverhältnisse des Protoplasten für basische Farbstoffe aussagen kann.

Die Parallelität der CH -Bereiche, in denen der Farbstoff von der pflanzlichen Zelle aufgenommen wird und in denen er in organischen Lösungsmitteln löslich ist, scheint zunächst darauf zu deuten, daß die basischen Farbstoffe auf Grund ihrer Löslichkeit in „Lipoiden“ durch die Plasmagrenzflächen intrameieren und permeieren. Die besondere Rolle, die im Modell die Ölsäure und in der Pflanzenzelle wahrscheinlich die freien Fettsäuren spielen, würden für die „Modifizierte Lipoidtheorie“ von Nierenstein (1920) sprechen.

Dagegen stehen aber die mit dem in der Konzentration 1:10 000 praktisch „lipoidunlöslichen“ Farbstoff Rhodamin S erzielten Vitalfärbungen an gerbstoffhaltigen Zellen. Weiter stehen dazu im Gegensatz die Befunde mit dem stark „lipoidlöslichen“ Viktoriablau. Dieser Farbstoff wird nur aus der frisch angesetzten Lösung von dem Zellinhalt gespeichert. Sobald die Lösung aber etwas älter ist, tritt kein Farbstoff mehr in die Zelle ein, trotzdem er aus diesen Lösungen noch genau so gut quantitativ mit den organischen Flüssigkeiten ausgeschüttelt werden kann. Mit dem Alter der Lösung nimmt aber die Teilchengröße des Farbstoffes zu und wird allmählich so beträchtlich, daß der Farbstoff ausflockt und dann sogar von der Zellwand zurückgehalten wird. Für die Permeation des Farbstoffes Viktoriablau ist also ohne Zweifel das Ultrafilterprinzip von Ruhland ausschlaggebend.

Mit dem Altern der Lösung werden die Farbstoffteilchen für die Poren der Plasmagrenzflächen zu groß, so daß er trotz seiner starken Lipoidlöslichkeit von der Zelle nicht gespeichert werden kann.

Demnach ist die Lipoidlöslichkeit eines Farbstoffes nicht für seine Permeationsfähigkeit ausschlaggebend, sondern hier entscheidet in erster Linie seine Teilchengröße. Die Lipoidlöslichkeit kann aber ausschlaggebend sein für seine Speicherung und damit für seine Aufnahme durch die lebende Zelle.

Wir müssen die beiden Begriffe Aufnehmbarkeit und Permeationsfähigkeit (Durchtrittsfähigkeit bzw. Durchgangsvermögen), die in der Literatur häufig vermengt werden, scharf trennen; denn die Permeationsfähigkeit ist notwendige Voraussetzung für die Aufnehmbarkeit, aber nicht der sie allein bestimmende Faktor. Umgekehrt braucht ein Stoff, der die Plasmagrenzflächen durchdringen kann, nicht aufgenommen zu werden.

So glaube ich, daß z. B. die Plasmagrenzflächen der *Allium*-Zellen auch für den Farbstoff Rhodamin S permeabel (durchdringbar) sind; trotzdem unterbleibt aber eine Aufnahme. Anders die gerbstoffführenden Zellen, die auf Grund ihres Gerbstoffgehaltes befähigt sind, das Rhodamin S aufzunehmen. Man könnte einwenden, daß die gerbstoffhaltigen Zellen eine höhere Permeabilität besitzen. Dagegen sprechen aber die Befunde von Hauser (1937); denn nach Hauser sollen die Gerbstoffe gerade die Permeabilität erniedrigen.

Die Aufnahmefähigkeit der Zelle für einen Farbstoff wird nun ihrerseits durch den Verteilungskoeffizienten bestimmt, wie ich schon an anderer Stelle ausgeführt habe (Drawert 1939, S. 389). Die in der Arbeit mitgeteilten Versuchsergebnisse zeigen: 1. daß auf Seiten der lebenden Zelle freie Fettsäuren, Gerbstoffe und wahrscheinlich auch eine Reihe anderer noch unbekannter Substanzen die Speichermöglichkeit des Zellinhaltes verändern können und damit den Verteilungskoeffizienten bzw. die Verteilung zwischen Außenmedium und Zellinnerem für den aufzunehmenden Stoff verschieben; 2. daß durch Änderung der CH im Außenmedium die Dissoziation des Farbstoffes und damit auch seine Verteilung zwischen Außenmedium und Zellinnerem geändert wird, denn die Verteilungskoeffizienten für die Ionen sowie die Moleküle des Farbsalzes bzw. der Farbbase sind verschieden; 3. daß die Dissoziationsverhältnisse des Stoffes als solche von ausschlaggebender Bedeutung sind.

Daß tatsächlich der durch die Speicherungsverhältnisse bedingte Verteilungskoeffizient über Aufnahme oder Nichtaufnahme eines permeier-

fähigen basischen Farbstoffes entscheidet, geht auch aus dem Verhalten der Oberepidermis der Zwiebel hervor.

Die Oberepidermiszellen der ruhenden Zwiebel speichern basische Farbstoffe, die nur bei sehr hoher C_H stärker dissoziiert sind, in den meisten Fällen nur im Protoplasma, also im Kern und im Cytoplasma. Der Verteilungskoeffizient des Farbstoffes zwischen Vakuole und Protoplasma liegt hier also zu Gunsten des letzteren. Nehmen wir aber angetriebene Zwiebeln, dann steigt — aus dem Farbton des gespeicherten Neutralrotes zu schließen — der Gehalt des Zellsaftes an freien Fettsäuren, damit aber auch die Speicherkapazität der Vakuole. Jetzt wird der Verteilungskoeffizient zu Gunsten der Vakuole verschoben, d. h. der Farbstoff wird nicht mehr vom Protoplasma, sondern von der Vakuole aufgenommen.

Im Prinzip verhält sich also die Zelle bei der Stoffaufnahme wie die organische Phase in den von mir durchgeführten Modellversuchen.

Ich will noch kurz einen interessanten Modellversuch schildern, der allerdings nicht immer positive Ergebnisse zeigte. Wie wir gesehen haben, lassen sich die meisten basischen Farbstoffe bei bestimmter C_H der wässrigen Lösung mit Toluol oder Chloroform ausschütteln. Andererseits kann man aber auch, wie schon früher von Prune pure mitgeteilt (Drawert 1938 b, S. 194 und 201), den in Toluol usw. befindlichen Farbstoff mit Wasser von geeigneter C_H oder $AlCl_3$ -Konzentration wieder ausschütteln, ebenso gut aber auch mit Tanninlösungen. Nun ist Gerbsäure aber auch etwas in Chloroform löslich. Versucht man etwa Methylviolett aus einer wässrigen Lösung, aus der es sonst quantitativ in Chloroform löslich ist, mit gerbsäurehaltigem Chloroform auszuschütteln, dann bleibt der Farbstoff in der wässrigen Phase. An der Blaufärbung des Methylviolett und an der bald auftretenden Niederschlagsbildung kann man erkennen, daß die Gerbsäure aus dem Chloroform in die wässrige Phase gegangen ist. Für die Gerbsäure liegt also der Verteilungskoeffizient zu Gunsten der wässrigen Phase, und durch die Aufnahme der Gerbsäure wird weiter auch der Verteilungskoeffizient für das Methylviolett zu Gunsten der wässrigen Phase verschoben.

Dieser Versuch gelang allerdings nicht immer so einwandfrei. Welche Faktoren noch eine Rolle mitspielen, habe ich nicht geklärt. Ich möchte aber auch darauf hinweisen, daß die Entstehung von Gerbstoffniederschlägen mit basischen Farbstoffen in vitro nicht immer so glatt verläuft (vgl. Pfeffer 1886, S. 232 und Ruhland 1912).

Auf eine Erscheinung will ich noch eingehen, die eventuell doch für die Mitbeteiligung der Permeabilität der Plasmagrenzflächen an der Aufnahme basischer Farbstoffe spricht. Bei *Sempervivum holochrysum* trat, wie aus den mitgeteilten Versuchsprotokollen hervorgeht, in den stark sauren Pufferlösungen um pH 2 nach dem Absterben der Zellen eine starke nicht auswaschbare Speicherung der Farbstoffe in den Zellen des Gerbstoffhorizontes auf. Dies könnte man damit erklären,

daß durch das Absterben der Zellen die Permeabilität für die Farbstoffe erhöht wird. Ich glaube aber, daß hier die Verhältnisse anders liegen, und zwar wird nach dem Abtöten der Zellen das Gewebe mit der freien Salzsäure der Pufferlösung überschwemmt. Die Salzsäure erhöht nun aber die Reaktionsfähigkeit der zelleigenen Tannate mit den basischen Farbstoffen, etwa durch die Entbindung freier Gerbsäure. Wenn nur die durch den Abtötungsprozeß bedingte Permeabilitätserhöhung für diese Erscheinung verantwortlich wäre, müßte sie ja ebenso bei den stark alkalischen Puffern auftreten, in denen die Zellen ebenfalls bald absterben. Hier konnte ich aber nie derartiges beobachten.

Die bei den stark sauren Puffern in den toten Zellen entstehende Gerbstoffverbindung der basischen Farbstoffe hat übrigens so große Teilchen, daß sie nicht mehr durch die Zellulosewand permeieren kann. Sie läßt sich aus den Zellen nicht mehr auswaschen. Daß tatsächlich die Zellulosewand die Verbindung zurückhält und nicht etwa die durch den Gerbstoff gegerbten Plasmahäute, geht daraus hervor, daß dieselbe Erscheinung auch auftrat, wenn die Schnitte in Farblösungen mit pH 2, denen Rohrzucker in plasmolytischer Konzentration zugesetzt war, übertragen wurden. Zunächst trat Plasmolyse ein, dann platzten die kontrahierten Protoplasten und allmählich entstand in dem Zellraum eine rote Farbstoffverbindung des Farbstoffes, für die die Zellmembranen undurchlässig waren.

Wenn wir nun den Einfluß der anorganischen Salze auf die Farbstoffaufnahme betrachten, so läßt sich auch hier sagen, daß eine Hemmung nicht auf eine durch die Salze bedingte Permeabilitätserniedrigung zurückzuführen ist. Ebenso wie bei dem Einfluß der C_H auf die Farbstoffspeicherung sind 1. die Dissoziationsverhältnisse des Farbstoffes ausschlaggebend, wie etwa ein Vergleich des Methylviolett mit Neutralrot oder Brillantkresylblau ergibt, und 2. die durch die Salze bedingte Änderung des Verteilungskoeffizienten. An dem Beispiel Rhodamin B und $AlCl_3$ habe ich schon an anderer Stelle die Verhältnisse zu erklären versucht (Drawert 1939, S. 389).

Wie aus den Versuchsprotokollen hervorgeht, hat bei den Erdalkalisalzen häufig auch die Art des Kations und bei den Al-Salzen die Art des Anions auf die Löslichkeit des Farbstoffes in organischen Flüssigkeiten und auf die Speicherung durch die lebende Zelle einen Einfluß. Auf diese kleineren Abweichungen soll in dieser Arbeit, die zunächst nur die allgemeinen Grundprinzipien der Farbstoffaufnahme untersucht, aber noch nicht eingegangen werden.

Die Salze bedingen eine Änderung des Speicherungsvermögens des Außenmediums wohl auf dem Umwege über eine Dissoziationsänderung des Farbstoffes. Unter Umständen können die Salze aber auch in die Zelle eindringen und das Speicherungsvermögen des Zellsaftes verschieben. Für die Alkalisalze ist dies sogar sehr wahrscheinlich (vgl. z. B. Fitting 1915, 1917). Außerdem bestimmen aber natürlich auch die zelleigenen, die Speichermöglichkeiten des Zellinhaltes bedingenden Stoffe, bei welcher Salzkonzentration eine Hemmung (oder Förderung) auftritt. So sind z. B. in der Oberepidermis einer noch ruhenden Zwiebel von *Allium cepa* in Neutralrot + 10^{-2} vol. mol. CaCl_2 nur die Membranen gefärbt, und bei 1 vol. mol. CaCl_2 sind die Zellen vollkommen farblos. In den Zellen der Unterepidermis derselben Schuppe, die reicher an freien Säuren sein müssen, haben wir dagegen bei 10^{-2} und auch bei 1 vol. mol. CaCl_2 reine Vakuolenfärbung.

Besondere Beachtung verdient auch die Tatsache, daß die Aufnahme des lipoidunlöslichen Farbstoffes Rhodamin S weder durch Harnstoff und Traubenzucker noch durch KCl , CaCl_2 und AlCl_3 beeinflusst werden kann. Ausgehend von der Annahme, daß rein osmotische Gesetze die Stoffaufnahme beherrschen, ist diese Erscheinung nicht ohne weiteres zu verstehen.

Wenn wir annehmen, daß 1. die Molekülgröße und 2. das osmotische Potential über die Aufnahme eines Stoffes entscheidet, so ist z. B. beim Fall Traubenzucker zu erwarten, daß entsprechend den Molekulargewichten der Traubenzucker (Mol. Gew. 180,1) leichter und schneller aufgenommen wird als das Rhodamin S (Mol. Gew. 374,7); vorausgesetzt, daß beide Stoffe auf demselben Weg eindringen. Die Versuchsergebnisse mit den gerbstoffführenden Zellen zeigen aber gerade ein umgekehrtes Verhalten. Der Farbstoff dringt ein, wird aufgenommen und gespeichert. Der Traubenzucker wird dagegen nicht aufgenommen. Ob er eindringen kann, läßt sich nicht entscheiden, da in den meisten Fällen eine Aufnahme unterbleibt und deshalb in den hypertonischen Lösungen keine Deplasmolyse auftritt.

Aus der Aufnahme des Rhodamins S zu schließen, müßte der Protoplast der gerbstoffführenden Zellen auch für Traubenzucker permeabel sein. Die Vakuole, bzw. der Protoplast ist aber für Traubenzucker, jedenfalls in der gebotenen Form, nicht aufnahmefähig, so daß das bestehende osmotische Potential nicht ausreicht, eine Deplasmolyse herbeizuführen.

Natürlich bleibt noch die Möglichkeit bestehen, daß Rhodamin S und Traubenzucker auf verschiedenen Wegen eindringen, daß z. B. die Plasmagrenzflächen einen

Stoff enthalten, in dem das Rhodamin S doch löslich ist. Außerdem können die Moleküle des Rhodamins S und des Traubenzuckers verschieden große Hydrathüllen führen.

Es erhebt sich nun die Frage, können wir allein mit einer osmotischen Erklärung der Stoffaufnahme auskommen? Damit zusammen hängt auch die Frage, ist das Protoplasma, bzw. die Vakuole eine wässrige Lösung, oder trifft die Auffassung Lepeschkins über den Zustand des Wassers im Protoplasma (1938, S. 134 u. f.) zu, daß das Wasser nicht das Lösungsmittel, sondern nur ein gelöster Stoff im Protoplasma ist, und kann man diese Auffassung eventuell auch auf die Vakuole anwenden? In welchen Beziehungen stehen z. B. die lipide und die wässrige Phase in der zunächst rein wässrig erscheinenden Vakuolenflüssigkeit? Es sei nur an die nach Vitalfärbungen mit manchen basischen Farbstoffen auftretenden Entmischungserscheinungen erinnert. Es erhebt sich auch die Frage, ob man die bei der Analyse des Zellsaftes großer Meeresalgen erhaltenen Befunde auf die Vakuolen der höheren Landpflanzen übertragen darf.

Auf diese sehr kontroversen Fragen soll aber an dieser Stelle nicht weiter eingegangen werden, da ihre Behandlung sich zu weit vom Rahmen der Arbeit entfernen würde.

Aus der Tatsache, daß man die Salzwirkungen auf die Stoffaufnahme bisher nur vom Gesichtspunkt einer Permeabilitätsänderung betrachtet hat, erklären sich wohl die vielen widersprechenden Angaben in der Literatur auf diesem Gebiet der Vitalfärbung. Vom Standpunkt einer Änderung des Verteilungskoeffizienten sind diese unterschiedlichen Befunde aber gerade zu erwarten, da ja nach dem jeweiligen physiologischen Zustande des Versuchsmateriales ganz verschiedene Verteilungskoeffizienten die Stoffaufnahme beherrschen.

Ich möchte noch ausdrücklich betonen, daß ich mit dieser Stellungnahme nicht eine Permeabilitätserniedrigung durch Ca^{++} - und Al^{+++} -Salze überhaupt leugne. Die entquellende Wirkung dieser Salze macht es sogar sehr wahrscheinlich, daß sie eine Verkleinerung der Plasmagrenzflächenporen bedingen. Nur geht die Verengung der Poren nicht so weit, daß der Durchtritt der meisten Farbstoffmoleküle verhindert würde, sondern auch in diesem Falle entscheidet eben — wie aus meinen Versuchsergebnissen hervorgeht — der Verteilungskoeffizient über Aufnahme oder Nichtaufnahme.

Fassen wir die aus den Versuchsergebnissen gezogenen Schlüsse über die Aufnahme basischer Farbstoffe durch die lebende Pflanzenzelle kurz zusammen, so ergibt sich, daß die Permeabilität der Plasmagrenz-

flächen als hemmender Faktor in den meisten Fällen keine große Rolle spielt, da die basischen Farbstoffe gewöhnlich leicht permeieren können. Ausschlaggebend ist der durch die verschiedensten weiter oben erwähnten Faktoren bedingte Verteilungskoeffizient. Die Löslichkeit der Farbstoffe in mehr oder weniger hydrophoben organischen Lösungsmitteln sagt nichts über ihre Permeationsfähigkeit aus, sondern läßt nur Schlüsse über ihre Aufnahmefähigkeit zu. Aus diesem Grunde beruhen auch, wie schon Bünning (1936, S. 107) mit Recht betont, „die auf Grund der Vitalfärbungsversuche gegen die Ultrafiltertheorie vorgebrachten Gründe auf irrtümlichen Annahmen“.

An den Beispielen mit Viktoriablau einerseits und Rhodamin S andererseits haben wir gesehen, daß wenn die Plasmagrenzschichten als aufnahmehemmender Faktor in Erscheinung treten, nur das Ultrafilterprinzip wirksam sein kann. Der Durchmesser der Maschen des Polypeptidgerüsts nach Frey-Wyssling (1938) bestimmt die Permeabilität der Plasmagrenzflächen auch für die lipoidlöslichen Stoffe. Denn nehmen wir an, daß ein Teil der Maschen mit Lipoiden gefüllt ist, so könnten durch diesen Teil der Grenzflächen wohl lipoidlösliche Stoffe durchdringen, aber nur bis zu der Molekülgröße, die dem Durchmesser der lipoidgefüllten Pore in dem molekularen Eiweißgerüst entspricht.

Es ist demnach wohl anzunehmen, daß die lipoidlöslichen Stoffe auf einem anderen Weg durch die Plasmagrenzflächen dringen können, als die lipoidunlöslichen, d. h. die Wege können verschieden sein, aber der etwa hemmende Faktor ist für beide Stoffgruppen der gleiche, nämlich der Porendurchmesser. Offen bleibt natürlich noch die Möglichkeit, daß von den verschieden großen Poren gerade die größten mit Lipoiden ausgefüllt sind, so daß aus diesem Grund unter Umständen noch lipoidlösliche Stoffe permeieren können, deren Teilchengröße über dem Grenzwert für die lipoidunlöslichen Stoffe liegt.

Von dem Grundsatz, daß die Permeabilität für die Vitalfärbung nur eine untergeordnete Rolle spielt, geht auch Bethe (1905, 22) in seiner Reaktionstheorie aus. Nach Bethe soll allein die Innenreaktion der Zelle darüber entscheiden, ob saure oder basische Farbstoffe aufgenommen werden, und zwar sollen die Zellen bei hoher CH des Zellsaftes nur saure und bei niedriger CH nur basische Farbstoffe speichern (vgl. Rhode 1917). Zu diesem Prinzip stehen nicht nur, wie Höber (1926, S. 551) betont, die Befunde Nirensteins (1920) in striktem Gegensatz, sondern auch die von Rumjantzew und Kedrowsky (1927) durchgeführten Versuche mit Protisten und die von mir in dieser Arbeit mitgeteilten Ergebnisse. Wenn auch die Reaktionstheorie von Bethe wohl nicht

aufrecht erhalten werden kann, so stimmt doch der Grundgedanke von Bethe, daß in den meisten Fällen nur die Speicherungsverhältnisse über die Aufnahme oder Nichtaufnahme von Farbstoffen entscheiden, vollkommen mit der von mir vertretenen Auffassung überein.

In jüngster Zeit hat vor allem Bünning (1936) für den Einfluß der CH und anorganischer Salze auf die Farbstoff- und Nitrataufnahme durch *Aspergillus niger* betont: „Die Notwendigkeit, den pH-Wert der Nährlösung unter 2,5—3,0 herabzusetzen, wenn Nitrat assimiliert werden soll, ergibt sich (wie schon Itzerott zeigte) nicht etwa aus einer pH-Abhängigkeit der Nitratreduktion, auch nicht aus einer pH-Abhängigkeit der Nitratpermeabilität (etwa durch die von mehreren Autoren angenommene Notwendigkeit einer Umladung der Plasmagrenzschichten), sondern vor allem aus der Beeinflussung der Speicherungsfähigkeit des Zellsaftes“ (1936, S. 111).

Wenn Collander und Virtanen (1938, S. 499) vor kurzem schreiben: „Persönlich sind wir nun zwar der Ansicht, daß die hochgradige Impermeabilität der Plasmahäute für Sulfosäurefarbstoffe bereits durch mehrere Beobachtungen so ziemlich einwandfrei nachgewiesen worden ist“, so halte ich die Impermeabilität der Plasmagrenzflächen für Sulfosäurefarbstoffe doch nicht für so einwandfrei bewiesen. Ich schließe mich vielmehr der Auffassung Ruhlands (1912) an, daß die Plasmagrenzflächen auch für die meisten Sulfosäurefarbstoffe permeabel sind, und daß die Speicherungsfähigkeiten der Zellen über Aufnahme und Nichtaufnahme entscheiden, d. h. also der Verteilungskoeffizient. Die Befunde von Küster (1911), Ruhland (1912), Rehm (1938) und die Modellversuche von Nirenstein (1920) sprechen sehr für diese Auffassung; ebenso die Angaben Ruhlands (1912, S. 385) über den Einfluß des Welkenlassens von *Primula sinensis* auf die Aufnahme saurer Farbstoffe.

Wenn Collander diese Ergebnisse, die er ja selber bestätigen konnte (1921), mit der „adenoiden Tätigkeit“ Overtons (1899) bzw. der „physiologischen Permeabilität“ Höbers (1926), also mit einer durch die Lebenstätigkeit der Zelle bedingten Permeabilitätsänderung, erklären will (vgl. z. B. Collander und Holmström 1937), so halte ich das nicht für ganz zutreffend. In dem von Collander und Holmström (1937) beschriebenen Einfluß des Sauerstoffes, also der Atmung, auf die Aufnahme der Sulfosäurefarbstoffe sehe ich keine Permeabilitätsänderung, sondern eine durch die Lebenstätigkeit der Zellen bedingte Verschiebung des Verteilungskoeffizienten. Daß unter anaëroben Bedingungen der Stoffwechsel und damit auch die Stoffwechselprodukte, d. h. die Speicherungs-

fähigkeiten des Zellsaftes geändert werden, konnte Strugger (1936) in seinen Vitalfärbungsversuchen mit Neutralrot zeigen. Collander und Holmström (1937, S. 134) weisen auch auf diese Möglichkeit hin, entscheiden sich aber doch mehr für eine Permeabilitätsänderung durch die „adenoide Tätigkeit“.

Auf eine interessante Parallele möchte ich noch hinweisen. Nach den Untersuchungen von Küster (1911), Ruhland (1912), Collander (1921) und Rehm (1938) speichern die den Leitbündeln am nächsten liegenden Parenchymzellen besonders stark die Sulfosäurefarbstoffe. Wie nun Tonzig (1935—37) angibt, zeichnen sich die an die Leitbündel grenzenden Parenchymzellen durch einen Reichtum an „Mucoproteiden“ aus. Es ist wohl nicht zu abwegig, wenn man diese Schleime evtl. für die hohe Speicherungsfähigkeit dieser Zellen für die Sulfosäurefarbstoffe verantwortlich macht.

Ich glaube also, daß man die Aufnahme der Sulfosäurefarbstoffe auf dasselbe Prinzip zurückführen kann, wie die der basischen Farbstoffe. Die zur Begründung dieser Auffassung notwendigen experimentellen Untersuchungen habe ich bereits in Angriff genommen.

Auch der Einfluß äußerer Faktoren, wie Licht, Temperatur, Farbstoffkonzentration (vgl. z. B. Borris 1937, 1938 und Pekarek 1938) wird eine Änderung des Speicherungsvermögens und damit des Verteilungskoeffizienten bewirken können. Daß z. B. das Licht auf die Speicherungsfähigkeit der Schließ- und der Nebenzellen von *Rumex acetosella* einen großen Einfluß hat, geht aus den Angaben von Pekarek (1934) wohl ohne Zweifel hervor.

Wie wir aus den Ausführungen dieser Arbeit gesehen haben, ist der eingangs erwähnte Satz Pfeffers für die Aufnahme der basischen und höchstwahrscheinlich auch der sauren Farbstoffe nicht mehr aufrechtzuhalten, da wir unbedingt zwischen Permeabilität und Aufnahme eine scharfe Trennung ziehen müssen. Der Satz hat aber noch seine volle Gültigkeit, wenn wir an Stelle von „Aufnahme oder Nichtaufnahme“ das Wort Permeationsvermögen (Permeationsfähigkeit) setzen. Über die Aufnahme oder Nichtaufnahme kann „die peripherische Schicht“, also die Permeabilität entscheiden, eine viel größere Bedeutung kommt aber dem Verteilungskoeffizienten zu.

In welchen Beziehungen der Verteilungskoeffizient und die rein osmotisch wirksamen Kräfte bei der Stoffaufnahme stehen, soll hier noch nicht erörtert werden; dazu sind noch experimentelle Untersuchungen mit osmotisch wirksameren Substanzen als die Farbstoffe nötig.

f) Die notwendige Trennung der Begriffe Aufnahme (= Innenaufnahme = Plasma- + Vakuolenaufnahme), Membranaufnahme und Gesamtaufnahme.

Es soll noch auf einen in der Literatur öfters zu findenden Fehlschluß aufmerksam gemacht werden. Die Farbstoff- und auch die Stoffaufnahme im allgemeinen durch die pflanzlichen Zellen werden häufig dadurch bestimmt, daß Gewebestücke für eine bestimmte Zeit in die Lösungen übertragen werden, und daß darauf die Leitfähigkeitsänderung bzw. die Ionenaufnahme der Lösungen gemessen wird. Gewöhnlich wird dann eine nichtäquivalente Ionenaufnahme festgestellt. Für die basischen Farbstoffe kann diese nichtäquivalente Ionenaufnahme z. B. darauf beruhen, daß der Farbstoff in der Lösung hydrolytisch gespalten ist, und daß nur die Farbbasenmoleküle von der Zelle aufgenommen werden. Es würde also eine Ionenaufnahme, die auf einen Ionenaustausch zurückgeführt werden müßte, nur vorgetäuscht.

Weiter muß darüber Klarheit geschaffen werden, was man unter „Aufnahme“ versteht, ob nur die vom Plasma und der Vakuole gespeicherten Stoffe oder auch die von der Zellulosemembran adsorbierten oder chemisch gebundenen Ionen. So wird aus einer sauren Neutralrotchloridlösung nur das Farbkation elektroadsorptiv von der Membran festgehalten. Mit der oben angeführten Methode würde man also in diesem Fall eine einseitige Kationenaufnahme beobachten. Hier von einer Ionenaufnahme der Zelle zu sprechen, wäre ein Fehlschluß; denn es handelt sich ja nur um eine adsorptive Bindung an die toten Zellulosewände, die unter Umständen für die eigentliche Aufnahme durch das lebende Zellinnere vollkommen belanglos sein kann. Daß eine Kationenadsorption durch tote Zellwände (+ totes Plasma) zu einer völligen Erschöpfung des Farbbades führen kann, geht einwandfrei aus den Angaben von Czaja (1934, S. 556, 557) hervor.

Um hier eine notwendige Trennung zu schaffen, möchte ich vorschlagen, unter dem Wort Aufnahme schlechthin nur die Aufnahme eines Stoffes von dem lebenden Protoplasma und der Vakuole, also die eigentliche Innenaufnahme, zu verstehen. Die Innenaufnahme kann weiter unterteilt werden in die Plasma- und die Vakuolenaufnahme. Der Aufnahme (= Innenaufnahme) gegenüber steht dann die Membranaufnahme. Aufnahme und Membranaufnahme ergeben zusammen die Gesamtaufnahme.

Wenn ich in dieser Arbeit von Aufnahme spreche, verstehe ich also nach der oben gegebenen Definition darunter nur die Innenaufnahme.

g) Die Beziehungen zwischen der unterschiedlichen Aufnahmefähigkeit von Zellen verschiedener Lebenstätigkeit und der Stoffwanderung in Parenchymen.

Zum Schluß möchte ich noch darauf hinweisen, welche Bedeutung der Erkenntnis, daß die Zellen eine verschiedene Speichercapazität haben, für die Stoffwanderung zukommt. Wie Strugger (1938 a, b, 1939) wohl einwandfrei nachweisen konnte, findet der Wassertransport und damit auch die Wanderung der im Wasser gelösten Nährsalze streckenweise in den Membranen der Parenchymzellen statt. Nach den bis jetzt vorliegenden Untersuchungen zeichnen sich die jungen Zellen bzw. die Zellen an Orten großer Aktivität (z. B. auch Drüsenzellen), also erhöhten Stoffwechsels, durch eine besonders große Speichercapazität für basische Farbstoffe aus. Die ausgewachsenen bzw. ruhenden Zellen besitzen eine niedrigere Speichercapazität.

Wenn nun Nährsalze von ähnlicher physikalisch-chemischer Natur wie die basischen Farbstoffe mit dem Wasserstrom in den an Zellen mit geringer Speichercapazität grenzenden Membranen wandern, so liegt der Verteilungskoeffizient zu Gunsten der wässrigen Phase, d. h. die Stoffe werden in ihrer Wanderung in den Membranen nicht gehindert (es ist hier natürlich nur an Moleküle gedacht und nicht an die von den Membranen adsorbierten Kationen). Kommen die Stoffe aber auf ihrer durch die Transpiration bedingten Wanderung in Membranen, die aktivere Zellen begrenzen, so ist hier die Speichercapazität in den Zellen der größeren Lebenstätigkeit, also auch des größeren Stoffverbrauchs, — wahrscheinlich in erster Linie durch die Anwesenheit freier Fettsäuren — erhöht, d. h. der Verteilungskoeffizient liegt an diesen Orten zu Gunsten der Zelle. Hier an den Stätten des Bedarfs und Verbrauchs werden die Stoffe aus den Membranen von dem Zellinhalt aufgenommen. An dieser Stelle möchte ich auch besonders auf die von Ruhland und Ramshorn (1938) nachgewiesene aërobe Gärung in Meristemen hinweisen. Die dabei entstehenden Stoffwechselprodukte sind sicher maßgebend an den besonderen Speicherverhältnissen der jungen Zellen beteiligt. In der Vitalfärbung mit basischen Farbstoffen erkennt man diese Orte erhöhten Stoffwechsels an den weiter im sauren Bereich liegenden Umschlagpunkten der Membran/Vakuolenfärbung.

Die Möglichkeit des Stofftransportes in den Zellulosewänden und die Aufnahme der Stoffe aus dem Imbibitionswasser nur durch bestimmte Zellen wird auch schon von älteren Autoren erörtert, wie aus folgenden Sätzen Pfeffers hervorgeht (Pflanzenphysiologie 2. Aufl. 1897, Bd. 1, S. 73): „Demgemäß kann ein die Zellhaut imbibierender Körper seinen Weg in das Innere eines Gewebekörpers finden, ohne in einen Protoplasten einzudringen, und vielleicht kommt es zu solcher Aufnahme

erst in der Krone eines Baumes, nachdem der Weg von der aufnehmenden Wurzel bis dahin in den Wandungen oder in toten Elementarorganen zurückgelegt worden ist. In der Tat lassen sich Indigocarmin oder Anilinblau, wenn diese der Wurzel oder der Schnittfläche des Stengels dargeboten werden, durch die ganze Pflanze verfolgen, obgleich der Protoplast von diesen Stoffen nichts aufnimmt. Jedoch eilen in toten Elementen mit dem Wasserstrom in der Pflanze vielfach bis in ferne Organe auch solche Nährstoffe, die dazu bestimmt sind, an geeigneter Stelle in einen Protoplasten einzudringen. Überhaupt muß dann, wenn der Weg offen steht, nicht jedes Molekül eines Stoffes in den Protoplasten gelangen und mögen gelegentlich einer Binnenzelle Stoffteilchen innerhalb der Zellwandungen zugeführt werden. Dem Wesen der Sache nach bezieht ja der Protoplast einer inneren Gewebezelle die aufzunehmenden Stoffe aus seiner nächsten Umgebung, also aus der Imbibitionsflüssigkeit der Wandung, in analoger Weise wie der Protoplast einer frei in Wasser schwimmenden Zelle⁴, und S. 600: „Dabei werden die Wanderstoffe wohl hauptsächlich ihren Weg durch die Zellen nehmen, doch ist auch eine Fortbewegung in der Imbibitionsflüssigkeit der Zellwand, also auch dann noch möglich, wenn der Eintritt in die Protoplaste der Verbindungsbahn versagt ist“. Man vergleiche auch Benecke in Benecke-Jost 1924, Bd. 1, S. 47: „Tatsächlich haben aber die Binnenzellen doch auch die Möglichkeit eines direkten¹⁾ Verkehrs mit dem Außenmedium, denn sie sind mit diesem durch die Zellwände¹⁾ verbunden, in welchen ja im allgemeinen alle in Betracht kommenden Stoffe, vor allem das Wasser selbst, sich bewegen können“.

Da die Dissoziationsverhältnisse des Farbstoffes in den Membranen und damit auch der Verteilungskoeffizient von der C_H des Imbibitionswassers abhängen, läßt sich vielleicht auch von dieser Seite eine Klärung des Problems der kalkholden und der kalkfeindlichen Pflanzen herbeiführen. Die C_H des Imbibitionswassers in den Membranen wird ja von der Außenlösung bedingt (vgl. Strugger 1938), d. h. in der Natur übt die C_H -Lage des Bodens wahrscheinlich einen großen Einfluß auf die C_H des Imbibitionswassers aus und damit auf den Verteilungskoeffizienten der Nährstoffe.

VI. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Für 40 basische Farbstoffe wird der Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration der Farblösungen untersucht: a) auf die Wanderung im elektrischen Feld, b) auf die Löslichkeit in hydrophoben, neutralen sowie sauren, organischen Lösungsmitteln, c) auf die Aufnahme durch die gerbstofffreie und die gerbstoffführende pflanzliche Zelle. Als Versuchsobjekte dienen Ober- und Unterepidermen der Schuppenblätter ruhender und treibender Zwiebeln von *Allium cepa*, sowie Zellfäden von *Spirogyra spec.* und Flächenschnitte der Blattunterseite von *Sempervivum holochrysum*, *Doronicum*- und *Impatiens*-Arten.

2. Für die meisten Farbstoffe geht die Unlöslichkeit in den neutralen organischen Lösungsmitteln parallel mit der Wanderung der Farbstoff-

1) Im Original gesperrt.

teilchen im elektrischen Feld. Nur das elektrisch neutrale Molekül der Farbbase (außer einigen Ausnahmen) ist in den organischen Flüssigkeiten löslich. Dementsprechend nimmt auch die lebende, gerbstoff- oder fettsäurearme Zelle nur das Molekül der Farbbase auf.

3. Ein Zusatz von freier Ölsäure zu den neutralen organischen Lösungsmitteln bedingt eine erhöhte Lösungsfähigkeit derselben, da jetzt außer den Molekülen der Farbbase auch die Moleküle des Farbsalzes löslich sind. Entsprechend dem Verhalten der ölsäurehaltigen Flüssigkeiten nimmt auch die lebende, an Fettsäuren bzw. Gerbstoffen reiche Zelle die Moleküle des Farbsalzes auf. Wieweit hier evtl. auch ein Ionenaustausch mitbeteiligt ist, bleibt vorläufig noch unentschieden.

4. Die Farbionen werden, wenn wir von einem evtl. auftretenden Ionenaustausch absehen, weder von den neutralen und sauren organischen Lösungsmitteln noch von der lebenden Zelle gespeichert. Nur die Zellulosemembranen der toten und lebenden Zellen binden unter bestimmten Bedingungen die Farbkationen elektroadsorptiv.

5. Aus den unter 2—4 mitgeteilten Ergebnissen geht hervor, daß die Dissoziationsverhältnisse der Farbstoffe sowie die Speicherungsfähigkeiten (Lösungsaffinitäten) der organischen Phasen über die Löslichkeit der Farbstoffe in den hydrophoben Flüssigkeiten entscheiden. Dieselben Faktoren spielen aber auch eine ausschlaggebende Rolle bei der Aufnahme oder Nichtaufnahme der Farbstoffe durch die lebende Zelle.

6. Eine Untersuchung des Einflusses von anorganischen Salzen (Alkali-, Erdalkali- und Aluminiumsalzen) auf die Löslichkeit von vier geeigneten basischen Farbstoffen in hydrophoben Flüssigkeiten und auf die Aufnahme durch die lebende Zelle ergab, daß dieser Einfluß in erster Linie auf einer Änderung der Dissoziationsverhältnisse der Farbstoffe beruht. Die Salze wirken also bei der Aufnahme von basischen Farbstoffen durch die lebende Zelle nicht durch eine Permeabilitätsänderung der Plasmagrenzflächen.

7. Der in den hydrophoben organischen Flüssigkeiten unlösliche Farbstoff Rhodamin S bildet mit Tanninen im Modellversuch einen Niederschlag. Dementsprechend wird er nicht von den gerbstofffreien Zellen aufgenommen, während die gerbstoffführenden Zellen ihn stark speichern.

8. Harnstoff, Traubenzucker, KCl , $CaCl_2$, $AlCl_3$ üben in den untersuchten Konzentrationen 10^{-6} bis 1 vol. mol. auf die Aufnahme von Rhodamin S durch die gerbstoffhaltige Zelle keinen Einfluß aus.

9. Aus den erhaltenen Versuchsergebnissen wird geschlossen, daß die Permeabilität der Plasmagrenzflächen bei der Nichtaufnahme von basischen Farbstoffen nur selten als begrenzender Faktor in Erscheinung

tritt. Über Aufnahme oder Nichtaufnahme entscheiden vielmehr die durch die Speichermöglichkeiten des Außenmediums und des Zellinhaltes sowie durch die Dissoziationsverhältnisse des Farbstoffes bedingten Verteilungskoeffizienten. Zwischen den Begriffen „Permeation“ und „Aufnahme“ wird ein scharfer Trennungsstrich gezogen, da in bezug auf die basischen Farbstoffe die Permeabilität Voraussetzung — aber nicht alleinige Entscheidung — für die Aufnahme ist. Weiter wird zwischen den Begriffen „Aufnahme“ (= Innenaufnahme = Plasma- + Vakuolenaufnahme), „Membranaufnahme“ und „Gesamtaufnahme“ (= Innen- + Membranaufnahme) unterschieden. Treten die Permeabilitätsverhältnisse der Plasmagrenzflächen als hemmender Faktor bei der Aufnahme basischer Farbstoffe in Erscheinung, dann in erster Linie nach dem Ultrafilterprinzip. Die von Vertretern der Lipoidtheorie gegen die Ruhlandsche Ultrafiltertheorie erhobenen Einwände beruhen zum Teil auf der falschen Voraussetzung, daß Permeabilität und Aufnahmefähigkeit gleichbedeutend sind. Die Lipoidlöslichkeit kann von ausschlaggebender Bedeutung für die Aufnahmefähigkeit eines Farbstoffes sein, ist es aber wohl kaum in demselben Maße für sein Permeationsvermögen.

10. Die unterschiedliche — von der CH der Außenlösung abhängige — Lage des Umschlagpunktes Membran/Vakuolenfärbung in den einzelnen Gewebearten und bei den verschiedenen Farbstoffen läßt sich ohne weiteres mit dem durch die verschiedenen Speichermöglichkeiten der Zellen und durch die Dissoziationsverhältnisse der Farbstoffe bedingten Verteilungskoeffizienten erklären.

11. Es wird auf die Bedeutung der verschiedenen Aufnahmefähigkeiten der Zellen für die Stoffwanderung in den Zellulosemembranen der Parenchyme hingewiesen.

Literaturverzeichnis.

- Benecke, W., und Jost, L., Pflanzenphysiologie Bd. 1, Jena 1924. — Bethe, A., Die Einwirkung von Säuren und Alkalien auf die Färbung und die Färbbarkeit tierischer Gewebe. Beitr. chem. Physiol. u. Pathol. **6**, 399 (1905). — Ders., Der Einfluß der H-Ionenkonzentration auf die Permeabilität toter Membranen, auf die Adsorption an Eiweißsolen und auf den Stoffaustausch der Zellen. Biochem. Zschr. **127**, 18 (1922). — Bogen, H. J., Untersuchungen zu den „spezifischen Permeabilitätsreihen“ Höflers. II. Harnstoff und Glycerin. Planta **28**, 535 (1938). — Borris, H., Beiträge zur Kenntnis der Wirkung von Elektrolyten auf die Färbung pflanzlicher Zellmembranen mit Thioninfarbstoffen. Protoplasma **28**, 23 (1937). — Ders., Die Abhängigkeit der Aufnahme und Speicherung basischer Farbstoffe durch Pflanzenzellen von inneren und äußeren Faktoren. (Vorl. Mitteil.) Ber. Dtsch. Bot. Ges. **55**, 584 (1938). — Bünning, E., Über die Farbstoff- und Nitrataufnahme bei *Aspergillus niger*. Flora **131**, 87 (1936). — Collander, R., Über die Permeabilität pflanzlicher Protoplasten für Sulfosäurefarbstoffe. Jb. wiss. Bot. **60**, 354 (1921). — Ders. und Holmström, A., Die Aufnahme von Sulfosäurefarbstoffen

seitens pflanzlicher Zellen — ein Beispiel der adenoiden Tätigkeit der Protoplasten. *Acta Soc. pro Fauna et Flora Fenn.* **60**, 129 (1937). — Ders. und Virtanen, E., Die Undurchlässigkeit pflanzlicher Protoplasten für Sulfosäurefarbstoffe. *Protoplasma* **31**, 499 (1938). — Czaja, A. Th., Untersuchungen über metachromatische Färbungen von Pflanzengewebe. II. Basische Farbstoffe. *Planta* **21**, 531 (1934). — Ders., Untersuchungen über den Membraneffekt des Absorptionsgewebes und über die Farbstoffaufnahme in die lebende Zelle. *Planta* **26**, 90 (1937). — Drawert, H., Untersuchungen über den Erregungs- und den Erholungsvorgang in pflanzlichen Geweben nach elektrischer und mechanischer Reizung. *Planta* **26**, 391 (1937 a). — Ders., Das Verhalten der einzelnen Zellbestandteile fixierter pflanzlicher Gewebe gegen saure und basische Farbstoffe bei verschiedener Wasserstoffionenkonzentration. *Flora* **132**, 91 (1937 b). — Ders., Der Einfluß anorganischer Salze auf die Aufnahme und Abgabe von Farbstoffen durch die pflanzliche Zelle. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **55**, 380 (1937 c). — Ders., Beiträge zur Entstehung der Vakuolenkontraktion nach Vitalfärbung mit Neutralrot. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **56**, 123 (1938 a). — Ders., Über die Aufnahme und Speicherung von Prune pure durch die pflanzliche Zelle. *Planta* **29**, 179 (1938 b). — Ders., Zur Frage der Stoffaufnahme durch die lebende pflanzliche Zelle. I. Versuche mit Rhodaminen. *Planta* **29**, 376 (1939). — Ders. und Strugger, S., Zur Frage der Methylenblauspeicherung in Pflanzenzellen. I. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **56**, 43 (1938). — Endler, I., Beiträge zur Theorie der Vitalfärbung. *Lotos, Natw. Zschr.* **59**, 29 (1911). — Ders., Über den Durchtritt von Salzen durch das Protoplasma. I. Über die Beeinflussung der Farbstoffaufnahme in die lebende Zelle durch Salze. *Biochem. Zschr.* **42**, 440 (1912 a). — Ders., Über den Durchtritt von Salzen durch das Protoplasma. II. *Biochem. Zschr.* **45**, 559 (1912 b). — Fitting, H., Untersuchungen über die Aufnahme von Salzen in die lebende Zelle. *Jb. wiss. Bot.* **56**, 1 (1915). — Ders., Untersuchungen über isotonische Koeffizienten und ihren Nutzen für Permeabilitätsbestimmungen. *Jb. wiss. Bot.* **57**, 553 (1917). — Frey-Wyssling, A., Submikroskopische Morphologie des Protoplasmas und seiner Derivate. Berlin 1938. — Hauser, W., Über den Einfluß von Gerbstoffen auf Permeabilität und Osmose. *Protoplasma* **28**, 200 (1937). — Höber, R., Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. 6. Aufl. Leipzig 1926. — Houska, H., Zur protoplasmatischen Anatomie der Küchenzwiebel. *Österr. Bot. Zschr.* **88**, 161 (1939). — Irwin, M., The permeability of living cells to dyes as affected by hydrogen ion concentration. *Journ. Gen. Physiol.* **5**, 223 (1922/23 a). — Ders., The penetration of dyes as influenced by hydrogen ion concentration. *Ibid.* **5**, 727 (1922/23 b). — Ders., On the accumulation of dye in *Nitella*. *Ibid.* **8**, 147, (1925/28). — Ders., Accumulation of brilliant cresyl blue in the sap of living cells of *Nitella* in the presence of NH_3 . *Ibid.* **9**, 235 (1926 a). — Ders., Mechanism of the accumulation of dye in *Nitella* on the basis of entrance of the dye as indissociated molecules. *Ibid.* **9**, 561 (1926 b). — Ders., Exit of dye from living cells of *Nitella* at different pH values. *Ibid.* **10**, 75 (1927 a). — Ders., The penetration of basic dye into *Nitella* and *Valonia* in the presence of certain acids, buffer mixtures and salts. *Ibid.* **10**, 271 (1927 b). — Ders., Certain effects of salts on the penetration of brilliant cresyl blue into *Nitella*. *Ibid.* **10**, 425 (1927 c). — Ders., On the nature of the dye penetration into the vacuole of *Valonia* from solutions of methylene blue. *Ibid.* **10**, 927 (1927 d). — Ders., The effect of acetate buffer mixtures, acetic acid, and sodium acetate, on the protoplasm, as influencing the rate of penetration of cresyl blue into the vacuole of *Nitella*. *Ibid.* **11**, 111 (1928). — Itzerott, D., Über die Bedingungen der Stickstoffaufnahme bei *Aspergillus niger*. *Flora* **131**, 60 (1936). — Kobs, Edna, and Robbins, W. I., Hydrogen-ion concentration and the toxicity of basic and acid dyes to fungi. *Amer. Journ. of Bot.* **23**, 133, (1936). — Kolthoff, J. M., Der Gebrauch von Farbindikatoren. Berlin 1926. — Küster, E., Über die Auf-

nahme von Anilinfarben in lebende Pflanzenzellen. Jb. wiss. Bot. **50**, 261 (1911). — Lepeschkin, W. W., Kolloidchemie des Protoplasmas. 2. Aufl. Dresden und Leipzig 1938. — Nernst, W., Theoretische Chemie. Stuttgart 1926. — Nirenstein, M., Über das Wesen der Vitalfärbung. Arch. ges. Physiol. **179**, 233 (1920). — Overton, E., Über die allgemeinen osmotischen Eigenschaften der Zelle, ihre vermutlichen Ursachen und ihre Bedeutung für die Physiologie. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich **44**, 88 (1899). — Pekarek, J., Über die Aziditätsverhältnisse in den Epidermis- und Schließzellen bei *Rumex acetosa* im Licht und im Dunkeln. Planta **21**, 419 (1934). — Ders., Über die Wirkung von Nitraten auf die Färbung pflanzlicher Zellmembranen und Zellsäfte mit Azur I. Protoplasma **30**, 161 (1938). — Pfeffer, W., Osmotische Untersuchungen. Leipzig 1877. — Ders., Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Unters. Bot. Inst. Tübingen **2**, 179 (1886). — Ders., Pflanzenphysiologie. Bd. 1, 2. Aufl. Leipzig 1897. — Rehm, S., Die Wirkung von Elektrolyten auf die Aufnahme saurer und basischer Farbstoffe durch die Pflanzenzelle. Planta **28**, 359 (1938). — Rohde, K., Untersuchungen über den Einfluß der freien H-Ionen im Inneren lebender Zellen auf den Vorgang der vitalen Färbung. Pflügers Arch. ges. Physiol. **168**, 411 (1917). — Ruhland, W., Studien über die Aufnahme von Kolloiden durch die pflanzliche Plasmahaut. Jb. wiss. Bot. **51**, 376 (1912). — Ders., Weitere Beiträge zur Kolloidchemie und physikalischen Chemie der Zelle. Jb. wiss. Bot. **54**, 391 (1914). — Ders. und Ramsborn, K., Aërobe Gärung in aktiven pflanzlichen Meristemen. Planta **28**, 471 (1938). — Runyantzew, A., und Kedrowsky, B., Untersuchungen über Vitalfärbung einiger Protisten. Protoplasma **1**, 189 (1927). — Strugger, S., Beiträge zur Gewebephysiologie der Wurzel, zur Analyse und Methodik der Vitalfärbung pflanzlicher Zellen mit Neutralrot. Protoplasma **24**, 108 (1935). — Ders., Beiträge zur Analyse der Vitalfärbung pflanzlicher Zellen mit Neutralrot. Ebenda **26**, 56 (1936). — Ders., Die Vitalfärbung als gewebsanalytische Untersuchungsmethode. Arch. exper. Zellforsch. **19**, 199 (1937a). — Ders., Weitere Untersuchungen über die Vitalfärbung der Plastiden mit Rhodaminen. Flora **131**, 324 (1937b). — Ders., Fluoreszenzmikroskopische Untersuchungen über die Speicherung und Wanderung des Fluoreszeinkaliums in pflanzlichen Geweben. Flora **132**, 253 (1938a). — Ders., Die lumineszenzmikroskopische Analyse des Transpirationsstromes in Parenchymen. I. Mitt. Die Methode und die ersten Beobachtungen. Flora **133**, 56 (1938b). — Ders., II. Mitt.: Die Eigenschaften des Berberinsulfates und seine Speicherung durch lebende Zellen. Biolog. Zentralbl. **59**, 274 (1939). — Ders., Experimentelle Beiträge zur Frage der Farbstoffspeicherung durch lebende Pflanzenzellen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. In Vorbereitung. — Tonzig, S., Processi evolutivi in cellule e in tessuti a rapido ciclo vitale. 1. Osservazioni morfologiche sopra gli apparati florali. Atti R. Ist. Veneto Sci. Lett. Arti. I. **94**, 697 (1935). II. **95**, 7, 275 (1936). — Ders., II. Osservazioni sopra la biologia degli apparati florali. Ann. di Bot. **21**, fasc. I. und II. (1935/36). — Ders., Sopra la presenza di composti muco-proteici nel condrioma, nel nucleo e nel citoplasma delle cellule vegetali. Nuovo Giorn. Bot. Ital. **44**, 312 (1937). — Umrath, K., Über den Erregungsvorgang und sonstige reizbedingte Veränderungen in der Oberepidermis der Zwiebelschuppen von *Allium cepa*. Protoplasma **28**, 345 (1937). — Weber, F., Vitale Blattinfiltration. Protopl. **1**, 581 (1927). — Ders., Permeabilität der Stomata-Zellen. Protopl. **10**, 608 (1930). — Weitere Literatur siehe Drawert, H., Planta **29**, 179 und 376 (1938/39).

Geschichte der Botanik

Von den ersten Anfängen bis zur Gegenwart

Von

Dr. Martin Möbius

emer. Professor der Botanik an der Universität Frankfurt a. M.

VII, 458 S. gr.8° 1937 RM 18.—, geb. 20.—

Inhalt: I. Wissenschaftliche Botanik. 1. Die Botanik im Altertum. 2. Die Botanik im Mittelalter. 3. Beginn der Neuzeit. 4. Die Periode der künstlichen Systeme. 5. Die ersten natürlichen Systeme. 6. Die Systematik unter dem Einfluß der Deszendenztheorie. 7. *Kryptogamenkunde*. Allgemeines. 8. Algen. Allgemeines. 9. Flagellaten. 10. Plankton. 11. Schizomyceten oder Bakterien. 12. Myxobakteria und Myxomyceten. 13.—20. Schizophyceen, Peridinales. Diatomeales. Conjugatae. Chlorophyceae. Charales. Phaeophyceae. Rhodophyceae. 21.—24. Pilze: Allgemeines: Phycomyceten. Ascomyceten. Basidiomyceten. 25. Flechten. 26.—27. Moose: Allgemeines. Laubmoose. Lebermoose. 28.—33. Pteridophyta: Allgemeines. Lycopodiales. Psilotales. Equisetales. Filicales. Isoetales. 34.—39. *Gymnospermae*: Allgemeines. Coniferae. Ginkgo. Cycadales. Gnetales. Systematische Stellung der Gymnospermen. 40. Phylogenetische Ableitung der *Angiospermen*. 41.—51. *Morphologie*: Die ältere Anatomie. Die Anatomie im 19. Jahrhundert. Cytologie. Zellmembran. Protoplasma. Zellkern. Inhaltskörper der Zelle. Gewebelehre. Längen- und Dickenwachstum. Pathologische Anatomie. 52.—56. Die Anfänge der *Ernährungsphysiologie*. Die Kohlensäureassimilation. Die Aufnahme des Stickstoffs und der Mineralstoffe. Stoffaufnahme durch die Wurzel (Permeabilität). 57.—64. *Der Stoffwechsel*. Die Stoffausscheidung. Transpiration und Wasserhaushalt. Der aufsteigende und der absteigende Saftstrom. Atmung, Gärung, Chemosynthese. Heterotrophie und Ernährungssymbiose. Die Insektivoren. 65.—69. *Physiologie des Wachstums*. Äußere Einflüsse auf das Wachstum. Innere Ursachen des Wachstums. Teratologie. Cecidiologie. 70.—76. *Bewegungen* im allgemeinen. Autonome Bewegungen. Reizbewegungen im allgemeinen. Tropismen. Nastien. Winden und Ranken. Taxien. 77.—81. Die *Sexualität* der Pflanzen. Die Befruchtung. Bastardierung und Vererbung. Pfropfbastarde. Physiologie und Biologie der Fortpflanzung. 82. Biologie im allgemeinen und weitere Anpassungserscheinungen. 83. *Pflanzengeographie*. 84. *Phytopalaeontologie*. / II. Angewandte Botanik: Landwirtschaftliche Botanik. Forstbotanik. Gartenbau. Phytopathologie. Pharmakognosie. / III. Hilfsmittel der Forschung und des Unterrichts in der Botanik: Botanische Gärten. Herbarien und Naturselbstdrucke. Abbildungen und andere bildliche Demonstrationen. Lehrbücher und Anleitungen. Die mikroskopische Technik. / IV. Schlußbetrachtungen. — Namenverzeichnis.

Im Sommersemester 1880 hörte der Verfasser in Heidelberg bei Pfitzer sein erstes botanisches Kolleg. Damals wußte man noch nichts von Mendelismus; man fing erst an, die feineren Vorgänge der Karyokinese zu studieren, und noch glaubte man, daß bei den Phanerogamen das Ei durch eine aus dem Pollenschlauch diffundierende Substanz befruchtet würde. Nach Nägeli lehrte man noch, daß die Stärkekörner und Membranen keineswegs durch Apposition, sondern immer durch Intussuszeptionen wachsen, und nach Sachs, daß das Wasser nur in den Membranen der Holzelemente geleitet wird. Seit jener Zeit hat der Verfasser eine recht beträchtliche Änderung in der botanischen Wissenschaft miterlebt und einen wichtigen Abschnitt in der Geschichte der Botanik aus eigener Erfahrung kennengelernt. Außerdem hat er sich seit 40 Jahren stets gern mit historischen Fragen in der Botanik beschäftigt.

Nach Aufgabe seiner akademischen Tätigkeit war also Professor Möbius sehr wohl berufen, eine „Geschichte der Botanik“ zu schreiben. Er behandelt darin die ganze Botanik von Anfang an bis jetzt, und zwar in allen ihren Fächern. Der wichtigste und

größte Abschnitt ist der als „Wissenschaftliche Botanik“ bezeichnete. Die geschichtliche Darstellung der „angewandten Botanik“ wird gewiß vielen erwünscht sein, und der Abschnitt „Hilfsmittel der Forschung und des Unterrichts“ enthält mancherlei bisher noch wenig Beachtetes. In „Anmerkungen“ werden besonders die nicht immer leicht zu erfahrenden Personalien der Autoren erwähnt.

Bei seiner Darstellung kam es dem Verfasser weniger darauf an, die Leistungen der einzelnen Botaniker zu schildern, als vielmehr zu zeigen, wie sich die einzelnen Fächer weiter entwickelt haben.

Urteile:

Berichte über d. ges. Biologie. A, Bd. 45 (1937), 1/2: . . . Der weitaus größte Teil des Textes ist in kleine Kapitel von wenigen Seiten unterteilt, von denen jedes ein bestimmtes Sachgebiet schlicht und ausgezeichnet lesbar darstellt (z. B. Längen- und Dickenwachstum, Nastien). Einzelne Kapitel behandeln etwas umfassendere Gebiete (z. B. Stoffwechsel), meist die ältere Entwicklung vor der Zeit weitgehender Spezialisierung . . .

Auch weniger Eingeweihte können die Darlegungen mit vollem Verständnis leicht lesen und einen begründeten Begriff von Gang und Stand der Forschung erhalten. Deshalb eignet sich das Buch auch recht gut für Leser, die nicht allein aus historischem Interesse danach greifen, sondern im Besitz der Grundkenntnisse ihr fachliches Wissen vermehren wollen. Wer sich aber gerade über die Entwicklung eines Problems, besonders die ältere, unterrichten oder rasch dergleichen nachschlagen will, der findet hier endlich schnelle Möglichkeit dazu. In dankenswerter Weise kommt auch die angewandte Botanik zu ihrem Recht. Besonders erfreulich und erwünscht sind die Abschnitte, die sich mit den Hilfsmitteln der Forschung und dem Unterricht befassen.

Schmucker, Göttingen.

Der deutsche Forstwirt. 21. Dez. 1937: . . . Mit großem Geschick und hohem Fleiß sind alle wichtigen Dinge zusammengefaßt worden: Selbst über die Lebensgeschichte der einzelnen Forscher finden sich in den Anmerkungen die wichtigsten Angaben. Der Inhalt des Buches ist sehr anregend geschrieben und kann in vielem ein Lehrbuch der Botanik ersetzen. Alle wichtigen Arbeiten des Auslandes sind ebenfalls berücksichtigt. . . . Die Geschichte der Botanik von Möbius wird in Botanikerkreisen weite Verbreitung finden, auch kann sie dem botanisch geschulten Forstmann viele Anregungen geben.

Liese.

Süddeutsche Apotheker-Zeitung. Jhrg. 77 (1937), Nr. 74: Das verdienstvolle Werk von Möbius, eine auch die biologischen Fortschritte der letzten Jahrzehnte berücksichtigende Geschichte der wissenschaftlichen und angewandten Botanik vorzulegen, ist sehr zu begrüßen. . . . Mit liebevoller Gründlichkeit schildert Möbius in den ersten Kapiteln die Geschichte der Botanik im Altertum und Mittelalter und im Beginn der Neuzeit. . . . In den folgenden zahlreichen Einzelkapiteln stellt Möbius die Erkenntnisgeschichte der botanischen Sonderfächer dar. . . . Auf Bilder hat der Verfasser verzichtet. Aber diese Sachlichkeit des Buches macht es zu einer Art von Lehrbuch, das man mit ganz besonderer Gespanntheit liest, weil nicht der gesammelte Erkenntnischatz vor einem ausgebreitet, sondern sein Wachsen zu dem heutigen Reichtum gezeigt wird. . . . Eine reiche Bibliographie und die kurzen, schlagwortmäßigen Biographien der Botaniker sind in den zahlreichen Anmerkungen untergebracht.

Alles in allem ein sehr verdienstvolles und schönes Werk, das jedem geschichtlich Anteilnehmenden zu empfehlen ist.

Schmaltz.

Zeitschr. f. wissenschaftl. Mikroskopie. Bd. 54 (1937), S. 445: . . . Verf. hat sich eine Aufgabe von außerordentlich großem Umfang und gewaltigen Schwierigkeiten gestellt; wir müssen es dankbar begrüßen, daß ein Mann, der einen nicht geringen Abschnitt der in seinem Buche behandelten Zeit selbst als Forscher und Lehrer erlebt hat, dieser schwierigen Aufgabe sich angenommen und so hingebungsvoll sich ihrer Lösung gewidmet hat. Sein Buch wird oftmals befragt werden, und jeder Besitzer wird in ihm Aufschluß über diejenigen Kapitel finden, die seiner eigenen Arbeitsweise allzu fern liegen. . . .

Prof. Dr. E. Küster, Gießen.

The Journal of Botany. Febr. 1938: . . . we express our indebtedness to the author for this very excellent history of botany.

F. E. Weiß.

Geschichte des deutschen Waldes

Von

Dr. Karl Bertsch

Ravensburg

Mit 89 Abbildungen im Text

VII, 120 S. gr. 8^o 1940 RM 5.—, geb. 6.50

Inhalt: I. Einführung. / II. Die Waldgeschichte. 1. Das Blütenstaubdiagramm des Federseerieds. 2. Die Waldformen der vorgeschichtlichen Zeitabschnitte. 3. Das Durchschnittsdiagramm von Oberschwaben. 4. Die übereinstimmenden Züge der deutschen Waldentwicklung. 5. Europa in der letzten Eiszeit. 6. Die einzelnen Bäume: Weißbirke, Kiefer, Haselstrauch, Eichenmischwald (Eiche, Ulme, Linde, Esche, Ahorn), Fichte, Tanne, Rotbuche, Weißbuche, Erle. Die übrigen Bäume und Gehölze. / III. Die Klimageschichte. 1. Die Sonnenstrahlung seit der Eiszeit. 2. Die Wärmezunahme in der älteren Nacheiszeit. 3. Die Wärmeabnahme in der jüngeren Nacheiszeit. 4. Der Übergang vom Landklima zum Seeklima. / IV. Waldkarten der verschiedenen vorgeschichtlichen Zeitabschnitte. 1. Die Wälder der älteren Kieferzeit. 2. Die Wälder der jüngeren Kieferzeit. 3. Die Wälder der Haselzeit (Mittelsteinzeit). 4. Die Wälder der Eichenmischwaldzeit (Jungsteinzeit). 5. Die Wälder am Ende der Bronzezeit. 6. Die Wälder zu Beginn der geschichtlichen Zeit. / V. Wald- und Klimaänderungen in ihren Beziehungen zu den vorgeschichtlichen Menschen. / Schrifttum.

Für die Aufklärung über vorzeitliche Klima- und Vegetationsverhältnisse begnügte man sich lange Jahre mit der Erforschung der großen, augenfälligen Pflanzenreste, mit Holz, Blättern, Früchten und Samen, und hat damit auch ganz bedeutende Ergebnisse erzielt. Spät erst wandte man sich auch den Überresten der winzigen Blütenstaubkörner zu und erkannte, daß man damit nicht nur die einzelnen Glieder der zur Zeit der Ablagerung herrschenden Pflanzendecke ermitteln könne, sondern auch das Mengenverhältnis derselben. Damit war es möglich, ein weit zuverlässigeres Bild der vorgeschichtlichen Pflanzenwelt zu ermitteln.

Die über Wasserflächen und Mooren in ungeheuren Mengen abgesetzten Blütenstaubkörner versinken im Schlamm oder vertorfen allmählich und bleiben so für alle späteren Zeiten erhalten. Sie können aus den Torfen und Seeablagerungen wieder gelöst werden und nehmen nach geeigneter Behandlung ihre frühere Gestalt wieder an, in der sich dann die Einzelheiten ihres Aufbaues noch besser erkennen lassen als im lebenden Zustand. Die Pollenkörner der verschiedenen Waldbäume zeigen so bezeichnende Eigenschaften, daß es möglich ist, die einzelnen Baumarten wenigstens der Gattung nach zu unterscheiden; die Untersuchungen geben daher das Waldbild früherer Erdzeiten ohne allzu große Verzerrung wieder.

Der auf dem Gebiet der Pollenanalyse in weitesten Kreisen gut bekannte Verfasser gibt mit diesem Buche in vorbildlicher Darstellung eine lehrreiche, wissenschaftlich begründete Wald- und Klimageschichte Deutschlands von der Eiszeit bis zur Gegenwart, unter Berücksichtigung zahlreicher, meist nur schwer zugänglicher neuer pollenanalytischer Arbeiten. Seine im Jahre 1935 erschienene erste, kleine Schrift: „Der deutsche Wald im Wechsel der Zeiten“ war nach 2 $\frac{1}{2}$ Jahren bereits vergriffen.

Die Elemente der Pflanzenphysiologie

Von

P. Boysen Jensen

a. Prof. der Pflanzenphysiologie an der Universität Kopenhagen

Aus dem Dänischen ins Deutsche übertragen

von Dr. Fritz Mattick, Botanisches Museum Berlin-Dahlem

Mit 162 Abbildungen im Text

XX, 458 S. gr. 8° 1939 RM 22.—, geb. 24.—

Inhalt: I. **Einleitung:** 1. Einteilung der Dinge der Umwelt. Das Leblose und das Lebende. 2. Vergleich zwischen dem Leblosen und dem Lebenden. 3. Wirkung äußerer und innerer Faktoren auf lebende Organismen. Reizvorgänge. 4. Inhalt der Physiologie. Die 5 Gruppen der Lebensäußerungen. / II. **Struktur und Lebensansprüche der Pflanze.** 1. Morphologischer Bau, chemische Zusammensetzung und submikroskopische Struktur der Pflanzen. Grenzflächenerscheinungen. 2. Lebensansprüche der Pflanzen, ihr Verhalten gegenüber extremen äußeren Verhältnissen: Temperatur, Licht, Austrocknung, Wasserstoffionenkonzentration, Gifte, Lebensdauer und Tod. / III. **Stoffaufnahme, Stoffabgabe und Stoffwanderung.** 1. Einleitung. 2. Gase. 3. Wasser. 4. Feste Stoffe. / IV. a) **Energieerzeugung.** 1. Respirationsvorgänge. 2. Intramolekulare Spaltungen. Gärungsvorgänge. 3. Andere Vorgänge. 4. Regulierung der freiwilligen Vorgänge. b) **Energieumsatz.** 1. Hauptsätze der Wärmelehre und deren Anwendung auf den Energieumsatz der Pflanzen. 2. Entstehung der verschiedenen Formen und Anwendung freier Energie in der Pflanze. 3. Erzeugung von Wärme. / V. **Assimilation.** 1. Assimilationsvorgänge. 2. Regulierung derselben. 3. Stoffproduktion. 4. Kreislauf der Nährstoffe. / VI. **Wachstum und Gestaltung.** 1. Einleitung. 2. Wachstum und Gestaltung bei Asomatophyten. 3. Wachstum und Gestaltung bei Somatophyten. / VII. **Orientierung der Pflanze oder ihrer Organe.** 1. Lokomotorische Bewegungen: Taxien. Bewegungen des Protoplasmas und anderer Protoplasmabestandteile. 2. Bewegungen der festsitzenden Pflanzen: a) Vitale Bewegungen (Wachstums- und Turgorbewegungen). b) Schleuderbewegungen. c) Hygroskopische Bewegungen. / Schrifttum. Register.

Der Zweck dieses Buches ist nicht, ein physikalisch-chemisches Phantom zu beschreiben, das dadurch entsteht, daß man die Pflanze aller Eigenschaften entkleidet, die für den lebenden Organismus charakteristisch sind, auch nicht, eine Reihe lose zusammenhängender Einzelheiten über die Lebensäußerungen der Pflanzen mitzuteilen; es soll vielmehr ein Versuch sein, die gegenwärtig wichtigsten pflanzenphysiologischen Erfahrungen zu einem Bild der lebenden Pflanze zusammenzuschmelzen.

Dieses Ziel kann nur dadurch erreicht werden, daß man das Ganzheitsgepräge als die charakteristischste Eigenschaft der lebenden Organismen in den Vordergrund stellt, daß man die einzelnen Züge des Aufbaues und die einzelnen Funktionen nicht als isolierte Erscheinungen betrachtet, sondern als Teile eines Ganzen. Man muß versuchen, sie von der Auffassung her zu verstehen, daß sie dazu dienen sollen, diese Ganzheit zu schaffen und aufrechtzuerhalten.

Der Verfasser hat sich die Aufgabe gestellt, auf dieser Grundlage eine leicht verständliche Darstellung der Pflanzenphysiologie zu schaffen, die ohne eingehende Vorbildung lesbar ist und eine Verbreitung des Buches auch außerhalb der wissenschaftlichen Kreise ermöglicht. Um möglichst große Klarheit zu erreichen und um eine Grundlage zu schaffen, welche die eingehendere Behandlung der Probleme tragen kann, ist der elementare Teil verhältnismäßig breit dargestellt, und zwar bis zur Frontlinie der arbeitenden Pflanzenphysiologie. Dafür mußte der Verfasser sich auf vielen Gebieten darauf beschränken, die Hauptlinien darzustellen und zahlreiche Einzelheiten wegzulassen.